

**DÉTERMINANTS DU RECRUTEMENT LOCAL ET DE LA DISPERSION NATALE
CHEZ UNE POPULATION D’HIRONDELLE BICOLORE**

par

Esther Carle-Pruneau

Mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l’obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, avril 2021

Le 1^{er} avril 2021

Le jury a accepté le mémoire de Esther Carle-Pruneau dans sa version finale

Membres du jury

Professeur Dany Garant
Directeur de recherche
Département de biologie
Université de Sherbrooke

Professeur Marc Bélisle
Codirecteur de recherche
Département de biologie
Université de Sherbrooke

Professeure Fanie Pelletier
Évaluatrice interne
Département de biologie
Université de Sherbrooke

Professeur Mark Vellend
Président-rapporteur
Département de biologie
Université de Sherbrooke

REMERCIEMENTS

J'aimerais envoyer un énorme merci à mon directeur Dany Garant pour son encadrement et sa confiance. Sous ta direction je n'ai jamais senti de pression et je me suis sentie libre de développer ce projet en lien avec mes intérêts. Merci aussi pour ta compréhension envers les différentes étapes difficiles que j'ai dû surmonter spécifiquement cette dernière année. Un merci semblable à mon co-directeur, Marc Bélisle. Comme plusieurs autres étudiants ont déjà mentionné, merci pour les longues discussions passées dans ton bureau à se demander du comment au pourquoi et pour les conversations animées durant le midi. Merci aux membres de mon comité, Fanie Pelletier et Mark Vellend, pour leurs précieux conseils, encouragements et soutien. Je remercie François Rousseau pour son aide en analyse statistique et en codage ainsi que pour le temps précieux que tu m'as accordé. Un énorme merci aux différentes personnes qui ont croisé mon chemin durant les 3 années de terrain d'Hirondelle. Un merci bien spécial et rempli d'amour à mes *girls*, Ève Courtois et Audrey Sigouin. Vous êtes des femmes fortes et intelligentes à plein de niveaux. Vous avez marqué autant mon cheminement professionnel que personnel. Un immense merci aux membres du labo Garant, spécifiquement à Chelsey, Carolyne et Philippine pour votre immense support et aide tout au long de ma maîtrise. Je remercie également tous les autres membres des labos Bélisle, Pelletier et Festa-Bianchet pour les beaux moments de rire et de folie passés en votre compagnie. Un merci spécial à ma famille. Cette dernière année de maîtrise a été riche en émotions et je vous remercie d'avoir simplement été là. Un immense merci à ma mère qui a été un gros pilier pour passer au travers cette épreuve que la vie a décidé de mettre sur mon chemin. Sans toi, il aurait été difficile de garder la motivation de continuer. Merci à mon beau-père pour ton soutien et tes nombreuses questions sur la recherche, c'est toujours un plaisir de te répéter à chaque fois ce que je fais. Un doux merci à mon copain de me donner autant d'amour et de soutien dans ce que je fais et d'être présent. Finalement, je remercie mon père. Malgré ta lourde absence, merci papa d'avoir toujours cru en moi et d'avoir été aussi fier de ta *ti-fille*. Je ressens encore cette fierté aujourd'hui à tout moment et ça fait grandement du bien, je t'aime.

SOMMAIRE

L'imprévisibilité engendrée par les perturbations environnementales anthropiques amène une forte pression sur les comportements des espèces sauvages qui exploitent les habitats touchés par ces perturbations. L'intensification agricole est une de ces perturbations. Celle-ci s'est accrue depuis les années 1970 et a mené, entre autres, à l'ajout d'intrants chimiques dans l'environnement, à l'altération des habitats et à l'utilisation de machineries lourdes. Ces pratiques sont actuellement largement présentées dans la littérature comme étant des causes potentielles du déclin observé chez les insectivores aériens. Pour des espèces qui exploitent plusieurs aires géographiques durant leur cycle de vie, telle que les espèces migratrices, l'effet additif de ces pratiques sur ces différents territoires peut accentuer les conséquences néfastes sur les individus. Ces pratiques sont donc sujettes à affecter la survie des juvéniles, leurs mouvements et par conséquent, leur recrutement dans les populations.

L'objectif de cette étude est donc d'évaluer les déterminants du recrutement local et de la dispersion natale chez l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*), un insectivore aérien migrateur qui présente des déclins importants de ses populations nichant dans le Nord-Est de l'Amérique du Nord. Chez cette espèce, ces processus restent méconnus et nécessitent une attention particulière afin d'améliorer nos connaissances sur la dynamique spatiale de ces populations. J'aborde ces aspects grâce au suivi d'une population d'Hirondelle bicolore depuis 2004 et ce, au sein d'un système d'étude composé de 40 fermes situées le long d'un gradient d'intensification agricole du Sud du Québec.

Mes résultats indiquent que le recrutement est faible dans le système d'étude et qu'il est fortement influencé par les traits des juvéniles. Mes résultats montrent aussi que les distances de dispersion natale au sein du système sont généralement faibles et influencées par différents facteurs selon le sexe. Les femelles utiliseraient l'information sociale autour de leur ferme de naissance, tandis que les mâles seraient influencés par la présence de compétiteurs et l'âge maternel. Par ailleurs, la sélection des fermes de reproduction semble s'effectuer à de multiples

échelles spatiales. À grandes échelles, elle favorise le recrutement au sein de fermes possédant des caractéristiques similaires à celles des fermes de naissance, alors qu'à plus petites échelles, elle est aléatoire et semble dépendre de facteurs de dispersion, tels que la densité de congénère et de compétiteur inter-spécifique, plutôt que des caractéristiques environnementales.

Mes résultats apportent un éclairage sur les mécanismes qui régulent les processus de la dynamique de cette population d'Hirondelle bicolore. Les faibles taux de recrutement au sein de cette population en diminution d'effectifs montrent notamment l'importance des juvéniles dans la dynamique de populations en déclin. Ce résultat souligne en effet la nécessité d'améliorer nos connaissances sur les facteurs potentiels influençant la survie des juvéniles à l'extérieur des aires de reproduction. De plus, comme les recrues semblent disperser près de leur site de naissance et rechercher des habitats de reproduction semblables à leur habitat de naissance, cela renforce l'idée qu'il faut accroître les efforts de gestion non seulement sur les sites d'arrêts migratoires ou d'hivernage, mais aussi au niveau des aires de reproduction de cette espèce afin de maintenir le recrutement. À ce titre, les limites et les perspectives futures de ma recherche sont discutées en détail dans le troisième chapitre de ce mémoire.

Mes recherches montrent l'importance de la survie des juvéniles et de leur comportement de dispersion dans la dynamique des populations aviaires, et ce spécialement dans un contexte de changements environnementaux. Le recrutement local étant un taux vital important dans le maintien et la croissance des populations, les changements anthropiques rapides du paysage risquent d'affecter le succès reproducteur des individus et d'augmenter les coûts reliés à la dispersion. Ceci montre l'importance de mener plus d'étude sur les causes potentielles de survie et au moment que celles-ci agissent afin d'améliorer, entre autres, nos efforts de gestion chez les espèces en déclin.

Mots clés : dispersion natale, dynamique des populations, espèce migratrice, habitat natal, Hirondelle bicolore, intensification agricole, recrutement local

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE 1 INTRODUCTION	1
1.1 Dynamique des populations et recrutement local	1
1.1.1. Survie des juvéniles	3
1.1.2. La dispersion natale	6
1.1.2.1. Variabilité de la dispersion natale	6
1.1.2.2. Facteurs de dispersion liés à l'écologie.....	8
1.1.2.3. Facteurs de dispersion liés au phénotype.....	10
1.1.3. Sélection d'habitat	12
1.1.3.1. Le comportement de prospection.....	13
1.1.3.2. Sélection d'habitat non aléatoire.....	13
1.1.3.3. Sélection densité-dépendante.....	14
1.1.3.4. Sources d'information lors de la sélection d'habitat.....	15
1.1.3.5. La sélection d'habitat à multiple échelle.....	17
1.2 Objectif et importance du projet	18
1.3 Méthodologie générale.....	18
1.3.1. Espèce à l'étude	18
1.3.2. Aire d'étude	20
1.4 Hypothèses et prédictions.....	20
CHAPITRE 2	
DÉTERMINANTS DU RECRUTEMENT LOCAL ET DE LA DISPERSION NATALE	
CHEZ UNE POPULATION DE PASSEREAUX EN DÉCLIN	23
2.1 Introduction à l'article	23
2.2 Abstract.....	25
2.3 Introduction.....	26
2.4 Methods.....	31
2.4.1. Study system.....	31

2.4.2.	Monitoring of nestlings and adults	32
2.4.3.	Landscape characterization and nest-box occupancy	33
2.4.4.	Statistical analyses	33
2.4.5.	Local recruitment.....	34
2.4.6.	Natal dispersal distance	35
2.4.7.	Natal vs breeding habitat difference	36
2.5	Results	37
2.5.1.	Local recruitment.....	37
2.5.2.	Natal dispersal	41
2.5.3.	Natal vs breeding habitat differences	44
2.6	Discussion	49
2.6.1.	Local recruitment.....	49
2.6.2.	Natal dispersal	51
2.6.3.	Natal vs breeding habitat difference	54
2.7	Conclusion	55
2.8	References	56
2.9	Supplementary material.....	67
CHAPITRE 3 DISCUSSION ET CONCLUSION		74
3.1	Retour sur les objectifs et résultats	74
3.1.1.	Recrutement local	76
3.1.2.	Dispersion natale	77
3.1.2.1.	Mâles.....	78
3.1.2.2.	Femelles.....	79
3.1.3.	Familiarité entre l’habitat de naissance et l’habitat de reproduction.....	79

3.2	Limite du projet et perspectives futures	80
3.2.1.	Limites	80
3.2.2.	Perspectives	82
3.3	Conclusion	84
ANNEXE 1		85
BIBLIOGRAPHIE		86

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.	Results of generalized linear models for the number of Tree swallow fledglings per clutch farm-year that recruited into the study system between 2005 and 2019.	39
Table 2.	Results of generalized linear models of natal dispersal distance of Tree swallow fledglings (males and females) that recruited into the study system between 2005 and 2019.	42
Table 3.	Results of linear models assessing the relationship between the proportion of extensive cultures surrounding breeding and natal sites (within 5 or 20 km) of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019 (nID = 190).	45
Table 4.	Results of generalized linear (mixed) models assessing the relationship between the local nest-box occupancy by conspecifics or House sparrows on the breeding and natal sites of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019 (nID = 190).	46
Table S1.	Results of generalized linear model of natal dispersal distance for males and females recruits of 1-year old tree swallows in southern Québec.	67
Table S2.	Results of generalized linear model of natal dispersal for recruits of tree swallows in southern Québec.	68

LISTE DES FIGURES

Figure 1.	Représentation schématique de la dynamique spatiale d'une population. Modifiée de Benton et Bowler (2012).	2
Figure 2.	Distribution of the 40 farms in southern Québec, Canada, where Tree swallows were monitored between 2004 and 2019.	32
Figure 3.	Relationship between rate of local recruits per clutch farm-year and A) average fledging mass B) Minimum fledging date C) ENSO index during fall migration for Tree swallows in southern Québec.	40
Figure 4.	Distribution of natal dispersal distances (km) of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019.	41
Figure 5.	Relationships between natal dispersal distances (km) of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019 and A) Natal occupancy by House sparrows of male recruits, B) mother age of male recruits, and C) Natal regional occupancy by conspecifics of female recruits.	43
Figure 6.	Relationship between natal and breeding site characteristics of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019. A) proportion of extensive cultures within 20 km. B) proportion of extensive cultures within 5 km. C) local nest-box occupancy by conspecifics. D) local nest-box occupancy by House sparrows.	47

Figure 7.	Comparison of the observed coefficients of the relationships linking breeding to natal habitat characteristics of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019 (Tables 3 and 4) to coefficients obtained from simulations whereby recruits selected breeding farms at random over the whole system (histogram). A) proportion of extensive cultures within 20 km. B) proportion of extensive cultures within 5 km. C) local nest-box occupancy by conspecifics. D) local nest-box occupancy by House sparrows.	48
Figure S1.	Histogram of the observed natal dispersal distances (km) (grey bars) and the probability curve (black line).	69
Figure S2.	Mean annual recruitment productivity of extensive cultures sites (red) and intensive cultures sites (blue) across years.	70
Figure S3.	Means distribution of simulated dispersal distances (grey bars) and average observed in the population (red line).	71

Figure S4. Comparison of the observed coefficients of the relationships linking breeding to natal habitat characteristics of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019 (Tables 3 and 4) to coefficients obtained from simulations whereby recruits selected breeding farms from probability distances (Fig. S3). A) proportion of extensive cultures within 20 km. B) proportion of extensive cultures within 5 km. C) local nest-box occupancy by conspecifics. D) local nest-box occupancy by House sparrows.

72

Figure S5. Structure des A) corrélations et B) corrélations partielles de *Spearman* des taux vitaux annuels pour la population à l'étude d'Hirondelle bicolore.

85

LISTE DES ABRÉVIATIONS ET DES SIGLES

ASY	After-second-year
ENSO	El Niño-Southern Oscillation
r_s	Coefficient de corrélation de <i>Spearman</i>
r_{s-p}	Coefficient de corrélation partiel de <i>Spearman</i>
SY	Second-year

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1.1. Dynamique des populations et recrutement local

Les études sur la dynamique de population évaluent les mécanismes potentiels pouvant faire varier la taille d'une population dans le temps et l'espace. Selon Turchin (2003), une population correspond à un groupe d'individus d'une même espèce vivant à l'intérieur d'une aire géographique suffisamment grande pour permettre la reproduction ainsi que des comportements de dispersion et de migration. Les modèles théoriques de dynamique de population comprennent quatre facteurs principaux : la naissance (N) et l'immigration (I) de nouveaux individus font augmenter la taille d'une population, tandis que la mortalité (M) et l'émigration (E) d'individus diminuent cette taille (Molles *et al.*, 2017). Les calculs des taux *per capita* permettent ensuite de mieux comprendre comment et pourquoi la taille d'une population change temporellement. Ces taux sont calculés en divisant le nombre d'individus de N, I, M ou E par le nombre total d'individus dans la population au temps t (N_t). La taille de la population peut ainsi être estimée au moment $t + 1$ à l'aide de l'équation suivante :

$$N_{t+1} = N_t + N_t n + N_t i - N_t m - N_t e \quad (\text{Équation 1.1})$$

où n , i , m et e sont respectivement les taux *per capita* du nombre de naissance, d'immigration, de mortalité et d'émigration (Molles *et al.*, 2017). Pour mieux comprendre les mécanismes qui régissent ces taux, il est important d'évaluer l'ensemble des composantes de la dynamique spatiale d'une population. Cette dynamique associe la taille de la population au temps t aux ressources présentes dans l'environnement. Cette interaction détermine la disponibilité des ressources pour les individus pouvant engendrer un déséquilibre dans leur accès soit par une augmentation de la densité ou par une diminution des ressources. De ce déséquilibre émergeront différents phénotypes contexte- et condition-dépendant qui développeront un comportement et des caractéristiques de dispersion respectivement à ce contexte (Figure 1, de

Benton et Bowler 2012). La dispersion correspond au mouvement exécuté par un individu entre des parcelles d'habitats dans un objectif de reproduction (Clobert *et al.*, 2009).

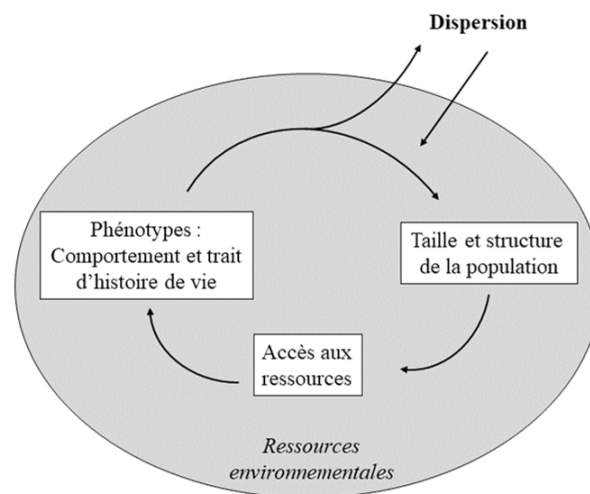


Figure 1 **Représentation schématique de la dynamique spatiale d'une population.** Modifiée de Benton et Bowler (2012). La zone grise représente une population.

Les comportements de dispersion des individus entre deux événements de reproduction peuvent autant se faire vers d'autres populations qu'à l'intérieur de la même population (Benton et Bowler, 2012). Cette dispersion résulte du recrutement des individus dans les populations. Ce recrutement peut se faire par immigration lorsque les individus dispersent vers une autre population. Il peut aussi être local si un individu juvénile survit et fait sa première reproduction à l'intérieur de sa population d'origine (Lande *et al.*, 2003). Chez plusieurs espèces, le recrutement local est désigné comme un facteur important dans la dynamique de population (Gaillard *et al.*, 1998; Muths *et al.*, 2011; Wehausen *et al.*, 1987). Or, les mouvements de dispersion sont très variables entre les espèces et résultent en un grand continuum. Alors que certaines espèces ne bougent qu'une seule fois, d'autres bougent continuellement, tandis que d'autres vont en plus avoir des déplacements migratoires. Conséquemment, cette variation de

mouvement amène une variation dans le recrutement local rendant nécessaires les études de dynamique spatiale spécifiques au taxon d'intérêt (Benton et Bowler, 2012).

Chez les espèces aviaires, la différence de recrutement local est très marquée entre les espèces résidentes et migratrices. En effet, le pourcentage de retour des juvéniles dans leur population de naissance pour les espèces résidentes peut aller jusqu'à 40%, tandis que chez les espèces migratrices, il se situe habituellement entre 0 et 14% (Weatherhead et Forbes, 1994). Ce faible recrutement local est principalement une conséquence des comportements de dispersion plus élevée chez les espèces migratrices (Newton, 2011) et une plus grande pression sur la survie des juvéniles qui doivent faire face à une plus grande variabilité environnementale durant leurs déplacements entre les aires de reproduction, de migration et d'hivernation (Studds *et al.*, 2008; Weegman *et al.*, 2017). Il est aussi possible d'observer une variabilité du recrutement à l'intérieur même d'une espèce selon le contexte environnemental (Paquet *et al.*, 2018; Winkler *et al.*, 2005) et/ou social (Daniel et Pradel, 2000; Hafner *et al.*, 1998) dans lequel les populations évoluent. Ainsi, étant donné la complexité de ces processus et leurs impacts démographiques, il est important de bien comprendre les déterminants du recrutement local et de la dispersion dans les populations aviaires en milieu naturel.

1.1.1. Survie des juvéniles

Pour des espèces à courte durée de vie, les taux de survie pré-reproduction sont relativement faibles (Low et Pärt, 2009). Par exemple, Naef-Daenzer *et al.* (2001) rapportent que les taux de survie de la Mésange charbonnière (*Parus major*) et de la Mésange noire (*Periparus ater*), deux espèces de passereaux, chutent drastiquement à 50% seulement 10 jours après l'envol. Différents facteurs peuvent être en cause pour expliquer cette mortalité, tels que les caractéristiques individuelles et la pression de prédation (Naef-Daenzer *et al.*, 2001). La masse à l'envol des juvéniles a notamment été identifiée comme une caractéristique importante de la survie (Greño *et al.*, 2008; Monrós *et al.*, 2002; Shutler *et al.*, 2006). En effet, un juvénile avec une masse à l'envol plus grande aura plus de chance de survie et donc une plus grande

probabilité de retour (Cox *et al.*, 2018; Hafner *et al.*, 1998). La masse est entre autres influencée par la qualité de l'habitat et l'effort d'alimentation des parents durant le développement des oisillons (Monrós *et al.*, 2002). Ces derniers facteurs sont souvent reliés, car plus la saison de reproduction avance, moins les ressources sont abondantes ou de bonne qualité et donc plus l'effort de recherche alimentaire doit être important (Tarof *et al.*, 2011; Verboven et Visser, 1998). De ce fait, pondre tôt dans la saison de reproduction devient avantageux pour les femelles et favorise la production de jeunes ayant une masse plus élevée (Berzins *et al.*, 2020; Garant *et al.*, 2007a; Lombardo *et al.*, 2020; Müller *et al.*, 2005). La taille de ponte est aussi susceptible d'influencer le nombre d'oisillons envolés (Millet *et al.*, 2015) et par conséquent, la probabilité que des oisillons de cette nichée survivent (Shutler *et al.*, 2006). L'aptitude à pondre tôt et à produire une grande nichée semble toutefois dépendre de la masse corporelle de la femelle; une femelle plus massive a une meilleure capacité à pondre des grandes tailles de nichées tôt dans la saison que les femelles plus légères (Müller *et al.*, 2005; Pellerin *et al.*, 2016).

La grande variabilité présente dans les taux vitaux des juvéniles reflète probablement le fait que leur survie est fort sensible aux changements environnementaux (Clutton-Brock, 1988; Gaillard et Yoccoz, 2003), notamment ceux reliés au climat ou aux conditions météorologiques locales (Berzins *et al.*, 2020). En effet, les températures locales durant la saison de reproduction sont susceptibles d'affecter plusieurs traits, tels que le développement et la croissance des oisillons (Ardia *et al.*, 2009). Par exemple, des températures chaudes au printemps favorisent les femelles à pondre tôt dans la saison (Visser *et al.*, 2009) et améliore le développement embryonnaire des œufs (Ardia *et al.*, 2009) et la croissance corporelle des oisillons (Pérez *et al.*, 2008). Les juvéniles sont toutefois sensibles aux températures extrêmes, froides ou chaudes, qui peuvent avoir un effet négatif sur leur croissance via l'utilisation plus élevée des réserves énergétiques (Greño *et al.*, 2008; Mccarty et Winkler, 1999), par une plus faible disponibilité des ressources alimentaires (Mccarty et Winkler, 1999) ou par un faible apport alimentaire (Tapper *et al.*, 2020).

Pour les espèces migratrices, des conditions climatiques difficiles le long de la route migratoire, ainsi que sur les sites de repos ou d'hivernation, peuvent causer des taux de mortalité importants (Cox *et al.*, 2020; Newton, 2011; Studds *et al.*, 2008; Weatherhead et Forbes, 1994; Weegman *et al.*, 2017). En effet, ces espèces peuvent faire face à des conditions extrêmes telles que des tempêtes de neige ou de grêle, du froid, des orages, de forts vents et des éclairs (Newton, 2011). Il a d'ailleurs été montré chez plusieurs espèces que les juvéniles souffrent d'une plus grande mortalité que les adultes durant ces longues phases de déplacement (Owen et Black, 1989; Rotics *et al.*, 2016; Strandberg *et al.*, 2010). Plusieurs raisons peuvent expliquer cette différence, telle que de plus faibles capacités de navigation (Thorup *et al.*, 2003), une susceptibilité aux conditions météorologiques (Owen et Black, 1989) et l'utilisation d'une plus grande réserve d'énergie durant le vol (Rotics *et al.*, 2016). Outre les conditions climatiques, différentes menaces présentes sur les sites de reproduction, d'arrêts migratoires et d'hivernation sont susceptibles d'affecter naturellement la survie des juvéniles, dont la prédation (Cox *et al.*, 2020; Naef-Daenzer *et al.*, 2001), l'exposition aux parasites (McKim-Louder *et al.*, 2013) et l'abondance insuffisante ou incertaine de nourriture (Adams *et al.*, 2006).

Les activités humaines induisent aujourd'hui une modification des habitats qui vient s'ajouter aux pressions amenées par les menaces naturelles et ainsi affecter la survie des juvéniles. Par exemple, les oisillons de l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) présentaient des masses plus légères et une charge parasitaire plus élevée, lorsqu'élevés dans des sites pollués par l'industrie des sables bitumineux de Fort McMurray, Alberta, que ceux ayant grandi dans des sites contrôlés non pollués (Gentes *et al.*, 2007). Par ailleurs, la perte d'habitat de reproduction est un facteur potentiel qui prend de plus en plus d'ampleur avec la modification des paysages par le biais de l'action humaine. Par exemple, chez des espèces forestières dont la Paruline bleue (*Setophaga caerulescens*), les habitats avec une densité élevée d'arbustes sont avantageux pour le succès reproducteur et la survie des juvéniles (Holmes *et al.*, 1996), mais ceux-ci se voient souvent diminués par les activités de déforestation (Imbeau *et al.*, 2001). En général, les activités humaines changent la complexité des structures d'habitat pouvant potentiellement créer des habitats de moins bonnes qualités pour les individus exploitant ces territoires (Scott *et al.*, 2006).

1.1.2. La dispersion natale

Quoique la littérature présente plusieurs définitions de la dispersion (Bowler et Benton, 2005; Clobert *et al.*, 2009; Delattre *et al.*, 2013; Ronce, 2007), la plupart réfèrent toutefois aux mêmes fondements génétiques (Clobert *et al.*, 2009) et spatiaux (Cote *et al.*, 2017; Ronce, 2007). La dispersion comprend la dispersion natale, le mouvement entre le site de naissance et le premier site de reproduction, et la dispersion de reproduction, le mouvement entre deux sites de reproduction successifs (Greenwood, 1980; Ronce, 2007). Ainsi, les décisions de quitter, de se déplacer et de s'établir sont les trois étapes exécutées par les individus (Bowler et Benton, 2005; Cote *et al.*, 2017). La dispersion assure un flux génique entre les parcelles (Clobert *et al.*, 2009) pouvant être aléatoire ou non (Jacob *et al.*, 2015). Un comportement de dispersion est considéré aléatoire lorsque les individus se déplacent entre les parcelles indépendamment de leur phénotype et du contexte environnemental (Jacob *et al.*, 2015). Une dispersion non aléatoire résulterait en partie plutôt du choix d'habitat apparié (*matching habitat choice*) où l'adéquation entre le phénotype de l'individu et l'environnement améliore la valeur adaptative de l'individu (Edelaar *et al.*, 2008). Ce processus non aléatoire est susceptible d'être plus important pour les espèces à forte mobilité et qui dispersent sur de grandes distances et il contribuerait à augmenter les niveaux d'adaptation locale et à stabiliser la dynamique d'une population tout en conservant une certaine variabilité génétique (Delattre *et al.*, 2013; Edelaar *et al.*, 2008; Garant *et al.*, 2007b; Ronce, 2007). Les comportements de dispersion peuvent donc évoluer entre les populations comme à l'intérieur d'une population en fonction des effets phénotypiques et environnementaux (Clobert *et al.*, 2009; Johnson et Gaines, 1990; Paradis *et al.*, 1998). Ce projet se concentre plus spécifiquement sur les comportements de dispersion natale.

1.1.2.1. *Variabilité de la dispersion natale*

La dispersion est un trait plastique chez les individus (Bowler et Benton 2005, Ronce 2007, Benard et McCauley 2008, Delattre *et al.*, 2013, Jacob *et al.*, 2016) qui peut évoluer différemment entre les espèces, mais aussi fluctuer entre les individus d'une même espèce. Les décisions de dispersion se prennent en fonction des différentes informations que les individus

récoltent dans leur environnement (Clobert *et al.*, 2009; Delattre *et al.*, 2013). En général, les distances de dispersion natale sont plus importantes pour les espèces d'oiseaux migrateurs comparativement aux espèces résidentes (Paradis *et al.*, 1998). Ceci peut être expliqué en partie par une déviation des déplacements lors du retour des individus dans l'aire de reproduction (Weatherhead et Forbes, 1994). Étant donné que les espèces migratrices font face à des coûts de dispersion importants durant leur migration en subissant les variations environnementales, il est possiblement parfois plus avantageux pour ces dernières de sélectionner le premier site disponible que de retrouver leur site de naissance (Weatherhead et Forbes, 1994). Au contraire, les espèces résidentes subiraient des coûts de recherche et d'installation si elles décidaient de disperser vers un territoire non familier alors qu'elles ont la possibilité de rester sur leur territoire de naissance pour l'ensemble de leur cycle de vie (Weatherhead et Forbes, 1994). La dispersion natale peut aussi varier entre les sexes comme à l'intérieur d'un même sexe. Chez les oiseaux, la dispersion natale est fréquemment plus importante chez les femelles que chez les mâles (Greenwood et Harvey, 1982; Newton, 2011). Cette dichotomie peut être due à une allocation d'énergie différente entre les sexes ou à l'optimisation de la valeur adaptative inclusive des femelles. En effet, les mâles sont généralement les premiers arrivés aux sites de reproduction et vont utiliser beaucoup d'énergie pour défendre le site (Rendell et Robertson, 1990). Il devient plus avantageux pour les mâles de défendre un site avec lequel ils sont déjà familiers, au lieu de disperser vers un site inconnu (Greenwood, 1980). De plus, chez certaines espèces vivant en groupe, les mâles vont parfois hériter du territoire de leur père, forçant les jeunes femelles apparentées à ces mâles à se déplacer ailleurs afin d'éviter la consanguinité (Newton, 2011). Les femelles vont aussi plutôt utiliser leur énergie afin de chercher et sélectionner le site qui présente des caractéristiques favorables au succès reproducteur. Elles auraient alors plutôt tendance à dévier de leur site natal en se déplaçant d'un site à un autre avant de s'établir au plus favorable (Greenwood 1980). La dispersion natale peut aussi varier à l'intérieur d'un sexe pour une même espèce. Par exemple, une étude sur les Gobe-mouches à collier (*Ficedula albicollis*) a montré que les jeunes mâles philopatriques obtenaient un meilleur succès reproducteur que les jeunes mâles immigrants (c.-à.-d. disperseurs) (Pärt, 1994). Cet avantage reproducteur peut être expliqué par la connaissance des sites de bonne qualité qui sera plus développée pour les mâles

philopatriques (Pärt, 1994). Cette variabilité dans la dispersion natale et les distances de dispersion peut être liée à des facteurs écologiques ou des facteurs phénotypiques.

1.1.2.2. Facteurs de dispersion liés à l'écologie

Les facteurs écologiques font varier les coûts liés à la dispersion ayant comme conséquence d'influencer les différentes stratégies de dispersion (Weatherhead et Forbes, 1994). Ces facteurs écologiques peuvent être reliés à l'environnement social et physique de l'individu. D'abord certains individus vont disperser de leur site natal afin d'éviter la consanguinité (Bowler et Beton, 2005). En dispersant de leur site natal, cela favorise la variabilité génétique des populations, ce qui peut optimiser l'aptitude des individus à répondre aux différents habitats rencontrés durant la migration (Weatherhead et Forbes, 1994). La densité de congénères peut également affecter la dispersion des individus. Une faible densité de congénères peut occasionner un effet Allee (Kim *et al.*, 2009; Matthysen, 2012) via lequel les individus qui se retrouvent sur des sites à faibles densités n'ont pas avantage à y rester du fait d'une valeur adaptative attendue réduite, provoquant leur dispersion vers des sites à plus grandes densités. Ceci a été montré chez l'espèce coloniale du Fou à pieds bleus (*Sula nebouxii*), chez qui la présence de congénères peut être avantageuse par l'augmentation des opportunités de copulation hors-couple, la défense du territoire et la détection de prédateurs (Kim *et al.*, 2009). Par contre, une forte présence de congénère augmente le risque de parasitisme ou encore les interactions compétitives directes ou non sur l'accès aux ressources (Bowler et Benton, 2005; Matthysen, 2012).

Les facteurs écologiques de dispersion liés à l'environnement physique dépendent principalement de la qualité intrinsèque du site dans lequel l'individu a grandi. Cette qualité peut autant dépendre de la présence de parasites (Boulinier *et al.*, 2001; Brown et Brown, 1992), que du niveau de prédation (Marzluff, 1988) et/ou de compétition interspécifique sur un site (Weisser, 2001). Ces deux derniers facteurs peuvent amener un individu à disperser plus ou moins loin de son site de naissance afin de sélectionner un nouveau site moins stressant et qui

favorisera la valeur adaptative de l'individu (Weisser, 2001). Par exemple, une étude sur les comportements compétitifs entre deux espèces de merlebleus, le Merlebleu de l'Ouest (*Sialia mexicana*) et le Merlebleu azuré (*Sialia currucoides*), montre un effet adaptatif dans les comportements de dispersion des individus. Les comportements plus agressifs du Merlebleu de l'Ouest semblent être un mécanisme important dans le déplacement des individus du Merlebleu azuré et favorisent la colonisation de nouveaux territoires par le Merlebleu de l'Ouest. Ce lien entre la dispersion et les comportements agressifs a permis au Merlebleu de l'Ouest de coloniser des nouvelles aires de reproduction comparativement au Merlebleu azuré (Duckworth et Badyaev, 2007). La quantité de ressources alimentaires présente sur le site de naissance est aussi un facteur capable d'influencer les mouvements de dispersion des jeunes suite à l'envol (Belthoff et Dufty, 1969). Cette relation est en partie montrée chez l'Autour des palombes (*Accipiter gentilis atricapillus*), où les juvéniles présentent des déplacements plus près de leur site de naissance lorsqu'ils ont eu accès à plus de nourriture (Kennedy et Ward, 2003). Ceci suggère que les juvéniles qui expérimentent un site de naissance avec de bonnes ressources alimentaires ont tendance à y rester ou à revenir près de celui-ci pour se reproduire.

Les actions humaines amènent des changements importants dans la structure et la composition de l'environnement (Wiens, 2001). Ces changements sont susceptibles d'influencer l'évolution des comportements de dispersion des individus. La fragmentation d'un habitat est un processus durant lequel l'habitat original est divisé en parcelles plus petites, isolées les unes des autres par une matrice d'habitats différents de l'habitat original et couramment entouré de bordure (Fahrig, 2003; Wilcove *et al.*, 1986). Ce changement de structure peut avoir comme conséquence d'augmenter l'isolement des parcelles en réduisant la connectivité structurale entre les types d'habitats (Delattre *et al.*, 2013) et de réduire la variabilité environnementale à l'intérieur des parcelles tout en augmentant cette variabilité entre les parcelles (Cote *et al.*, 2017). L'effet bordure peut, quant à lui, augmenter la variabilité environnementale d'une parcelle lorsqu'elle est suffisamment grande pour différer de la variabilité présente dans la matrice (Cote *et al.*, 2017). L'intensification des pratiques agricoles est un de ces phénomènes qui amènent un changement du paysage par la perte d'hétérogénéité spatiale (Benton *et al.*, 2003). À ce jour,

70% des prairies mondiales (Tews *et al.*, 2013) sont consacrées à des types de cultures intensives telles que le maïs, le soya et l'orge (Benton *et al.*, 2003). L'intensification des pratiques agricoles crée des paysages homogènes à travers la perte d'habitat non cultivables, la simplification des rotations de culture, l'utilisation accrue de fertilisants et de pesticides et l'utilisation de machinerie lourde (Benton *et al.*, 2003; Stanton *et al.*, 2018). Cette homogénéisation peut affecter la survie des espèces aviaires exploitant les paysages agricoles par la perte de ressources, l'augmentation de la compétition ou de la prédation et l'augmentation d'espèces invasives (Jongman, 2002). Il est donc possible d'observer des événements de dispersion à longue ou à courte distance à l'intérieur d'une même population selon les niveaux de fragmentation, d'homogénéisation et de la qualité des habitats exploités (Cote *et al.*, 2017; Delattre *et al.*, 2013; Mathias *et al.*, 2001; Wiens, 2001). Par exemple, une distribution groupée de parcelles pourrait favoriser la dispersion à courte distance (Mathias *et al.*, 2001), tandis qu'une diminution de la taille des parcelles et de leur qualité ferait augmenter les distances de dispersion (Cote *et al.*, 2017). Selon le niveau de fragmentation et la vitesse à laquelle le paysage se modifie, les coûts liés à la dispersion peuvent devenir importants (Baguette *et al.*, 2012). La variabilité environnementale des parcelles pourrait rendre la sélection d'habitat plus difficile, résultant à un taux élevé de mortalité durant la dispersion et/ou une sélection d'habitat non-optimale (Cote *et al.*, 2017). Ces changements affecteront directement la dynamique spatiale des populations.

1.1.2.3. Facteurs de dispersion liés au phénotype

Des différences phénotypiques sont parfois présentes entre les individus qui dispersent et ceux qui ne dispersent pas ou peu (Clobert *et al.*, 2009; Cote *et al.*, 2017). Ces différences touchent autant les traits physiologiques, comportementaux et morphologiques que les traits d'histoire de vie. En particulier, certains traits individuels définis comme « traits de facilitation » (ex : grande longueur des ailes, meilleure condition corporelle, réserves d'énergie élevées) sont des composantes importantes à prendre en considération pour évaluer les capacités de dispersion (Clobert *et al.*, 2009; Cote *et al.*, 2017). En général, les disperseurs présenteraient des tailles et

des conditions corporelles supérieures à celles d'individus non-disperseurs (Anholt, 1990; Clobert *et al.*, 2009; O'Riain *et al.*, 1996). La taille corporelle a déjà été montrée comme étant une composante morphologique importante dans la décision de disperser chez les juvéniles d'espèces résidentes. Les juvéniles avec une taille corporelle plus faible restent plus longtemps sur les sites de naissance et sont susceptibles de disperser à de plus faibles distances que les juvéniles de plus grande taille (Belthoff et Dufty, 1969; Nilsson, 1989). Cette relation chez les espèces migratrices reste par contre floue et peu évaluée. Indirectement, il est possible que la taille corporelle des juvéniles migrateurs influence négativement leur dispersion natale étant donné l'effet de cette caractéristique sur la survie (Cox *et al.*, 2018; Hafner *et al.*, 1998) et favorise leur probabilité de recruter localement.

Les effets maternels peuvent aussi jouer un rôle important dans le développement de la dispersion des jeunes (Cote *et al.*, 2007). Ces effets peuvent être liés à l'environnement dans lequel la mère se reproduit (Duckworth, 2009) ainsi qu'à son expérience de reproduction (Angelier *et al.*, 2007). La capacité des femelles à modifier le sexe-ratio de leur nichée est notamment souvent rapportée dans la littérature aviaire (Baeta *et al.*, 2012a; Duckworth, 2009; Nager *et al.*, 1999; Whittingham et Dunn, 2000). En particulier, une étude sur le Merlebleu de l'Ouest a montré que lorsque les ressources disponibles étaient limitées, les mères produisaient plus de mâles tôt dans la saison. Ces mâles développaient un comportement beaucoup plus agressif et dispersif comparativement à ceux nés avec des ressources élevées (Duckworth, 2009). De ce fait, l'effet maternel a une influence sur les capacités des individus à s'installer sur de nouveaux territoires. Aussi, la condition physique (Whittingham et Dunn, 2000) et l'expérience des mères (Angelier et Chastel, 2009) peuvent influencer la production de jeunes et le sexe-ratio des nichées. Les femelles en bonne condition physique et plus âgées ont de meilleures aptitudes à gérer les coûts liés à la reproduction, tels que la quête alimentaire et l'approvisionnement des oisillons (Angelier et Chastel, 2009; Baeta *et al.*, 2012b). Elles ont ainsi la capacité d'investir leur énergie dans la production du sexe généralement le plus coûteux à produire, à savoir les mâles (Baeta *et al.*, 2012b). Ceci résultera à la production de mâles moins stressés et avec une bonne condition physique tout en assurant un succès de nichée plus important que les plus jeunes

femelles. Ces mâles sont alors susceptibles de disperser à de plus faibles distances et de recruter dans la population de naissance pour se reproduire (Tinbergen et Boerlijst, 1990; Whittingham et Dunn, 2000).

1.1.3. Sélection d'habitat

À la suite de la période de déplacement durant la dispersion, les individus doivent faire un choix concernant l'habitat qui répondra à leurs besoins. Plusieurs contraintes peuvent influencer la capacité d'un individu à choisir un habitat. D'abord, la capacité de déplacement de l'espèce doit permettre à l'individu d'accéder au site. Ensuite, l'espèce doit présenter des capacités cognitives développées afin de prendre en considération le temps et l'espace (Danchin *et al.*, 2005). Pour que la sélection soit efficace, le milieu ne doit pas varier aléatoirement dans le temps et présenter des caractéristiques prévisibles afin d'acquérir un habitat optimal pour assurer la survie de l'individu (Arlt et Pärt, 2007; Danchin *et al.*, 2005; Klopfer et Ganzhorn, 1985). Les individus vont chercher et sélectionner des habitats pour s'alimenter et se reproduire (Stamps 2014, Danchin *et al.*, 2005). Par conséquent, comme les sites de reproduction sont généralement utilisés sur une plus longue période de temps que les sites d'alimentation, leur sélection peut devenir coûteuse (Boulinier et Danchin 1997, Danchin *et al.*, 2005). C'est pourquoi s'informer sur les caractéristiques de l'habitat avant de s'y établir devient une stratégie avantageuse (Boulinier et Danchin, 1997; Doligez *et al.*, 2003; Parejo *et al.*, 2007; Valone et Templeton, 2002). Ces caractéristiques peuvent correspondre à la qualité et la quantité des ressources et le risque d'exposition aux prédateurs et aux parasites. La présence des congénères sur les différents sites potentiels est une autre caractéristique pouvant refléter la qualité du milieu (Danchin *et al.*, 2005). En évaluant l'ensemble des habitats exploités par une espèce, il est possible d'observer leurs effets sur la valeur adaptative des individus les occupant (Holmes *et al.*, 1996), pouvant ainsi influencer leur décision de revenir ou non sur ces sites les années suivantes (Petit et Petit 1996).

1.1.3.1. Le comportement de prospection

La prospection joue un rôle important dans la sélection d'habitat (Cadiou *et al.*, 1994). Lorsqu'un individu doit choisir un site de reproduction, il doit avoir le temps d'analyser le plus d'éléments possible. Chez certaines espèces aviaires, des individus vont se déplacer dans leur environnement afin d'évaluer les sites potentiels de bonne qualité pour la prochaine année de reproduction. Ce comportement se qualifie de prospection (Boulinier et Danchin, 1997; Danchin *et al.*, 2001, 2005). Les prospecteurs peuvent autant être des jeunes immatures (pré-reproducteurs), des adultes non reproducteurs que des adultes qui ont échoué leur reproduction (Cadiou *et al.*, 1994; Danchin *et al.*, 2005). Notamment, la prospection chez les juvéniles est un élément pouvant influencer la sélection de leur premier site de reproduction et par conséquent, leur retour dans la population natale (Nocera *et al.*, 2006; Pärt et Doligez, 2003; Pegan *et al.*, 2018).

1.1.3.2. Sélection d'habitat non aléatoire

L'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales engendre une structure spatiotemporelle des phénotypes à travers le paysage où la valeur adaptative des individus va différer entre les habitats (Michel 2011). Les individus vont alors sélectionner des habitats dépendant à leur phénotype. Cette sélection non aléatoire résulte des comportements de dispersion non aléatoire décrits plus haut (Jacob *et al.*, 2015). Plusieurs sources peuvent se trouver sous ce mécanisme évolutif qui affectera la sélection d'un habitat. La préférence de l'habitat de naissance est une de ces sources qui a été montrée chez plusieurs groupes taxonomiques (insectes, poissons, amphibiens, oiseaux et mammifères) (Immelmann 1975; Stamps 2001; Davis et Stamps, 2004). Ce phénomène se produit lorsqu'un individu exposé de manière précoce à un stimulus dans son environnement de naissance développera un phénotype dépendant à cet environnement. L'individu acquiert une préférence pour ce type d'habitat, ce qui augmente la probabilité qu'il sélectionne ce même habitat plus tard (Stamps 2001; Danchin *et al.*, 2005; Immelmann 1975; Davis et Stamps, 2004). La préférence à l'habitat de naissance

serait impliquée dans l'écologie et l'évolution de la sélection d'habitat de trois manières. D'abord, la formation d'un phénotype dépendant à l'environnement de naissance génère des variations individuelles dans la préférence d'habitat d'une population. Les individus vont alors sélectionner un habitat auquel ils sont bien adaptés, occasionnant par le fait même une variation génétique dans un paysage hétérogène. Finalement, ces traits phénotypiques plastiques sont héréditaires et transmis à la descendance et seront exprimés en fonction de l'environnement de naissance (Davis et Stamps, 2004).

Un second mécanisme non aléatoire qui résulte aussi de la dispersion non aléatoire est le choix d'habitat apparié. Un individu avec un phénotype précis sélectionnera un site avec un environnement qui correspond le mieux à ses capacités d'utilisation. Par exemple, l'individu se déplace vers un environnement qui correspond à son phénotype lié à des caractéristiques telles que l'âge, la taille et le sexe au lieu de changer son trait dépendamment de l'environnement (Clobert *et al.*, 2012; Edelaar *et al.*, 2008). Ce changement dynamique de choix est favorable au maintien de la diversité au sein d'une population en promouvant les adaptations locales, où les individus avec des traits écologiques semblables se rassemblent (Edelaar *et al.*, 2008). Ces processus de sélection d'habitat non aléatoire qui favorisent la diversité deviennent importants dans la dynamique des populations en contribuant à la productivité, à la survie et au recrutement des individus à l'intérieur des habitats disponibles (Holmes *et al.*, 1996).

1.1.3.3. Sélection densité-dépendante

Le modèle de *distribution idéal libre* de Fretwell et Lucas (1970) amène deux grandes prédictions : (1) les individus sont libres de sélectionner n'importe quel habitat sans coût ni contrainte de déplacement, et ce de manière égale avec les autres espèces résidentes et (2) ils sélectionneront l'habitat idéal pour optimiser leur survie et reproduction. Il suppose aussi que la valeur adaptative des individus sera dépendante négativement à la densité de congénère étant donné la compétition intra-spécifique qui en découle pour l'accès aux ressources (Fretwell, 1969). Cependant, son application en milieux sauvage reste peu plausible étant donné les nombreuses déviations qu'il comporte. Ceci inclut les différences en habileté compétitive des

individus, la disponibilité hétérogène des habitats (Sutherland, 1996), les coûts de déplacement (Bernstein *et al.*, 1991) et les différences individuelles de l'évaluation de la qualité des habitats (Edelaar *et al.*, 2008). En évaluant ces composantes dans les populations sauvages, deux hypothèses opposantes ressortent aujourd'hui quant à l'effet de la densité de congénère sur la sélection d'habitat (Stamps, 1991, 1988). Basée sur le modèle théorique de Fretwell et Lucas (1970), l'hypothèse d'évitement prédit que le taux d'établissement sera plus élevé pour des parcelles à moins grande densité (Stamps, 1991) afin de limiter la compétition intra-spécifique (Danchin *et al.*, 2005). L'hypothèse d'attraction prédit plutôt que le taux d'établissement sera plus élevé à mesure qu'il y aura une augmentation de congénère sur la parcelle (Stamps, 1991). Chez certaines espèces, la forte densité d'une parcelle est avantageuse pour le succès reproducteur, la protection aux prédateurs, la défense d'intrus ou pour la prise d'information sur l'habitat (Stamps, 1988). Ces avantages sont alors indices de qualité pour les individus favorisant l'attraction des autres congénères (Stamps, 2001; Danchin *et al.*, 2005; Muller *et al.*, 1997).

1.1.3.4. Sources d'information lors de la sélection d'habitat

Peu importe le processus de sélection d'habitat que les individus utilisent, ils devront analyser plusieurs sources d'informations pour sélectionner un habitat (Doligez *et al.*, 2002 ; Danchin *et al.*, 2001 ; Danchin *et al.*, 2005). L'utilisation de cette information dépendra de sa valeur, définie comme étant la balance entre les coûts pour son obtention et les bénéfices qu'elle apporte une fois utilisée (Danchin *et al.*, 2001). L'optimisation de la valeur de l'information dépend de l'autocorrélation temporelle des conditions environnementales entre le moment de la prise d'information et la décision qui en découle. De plus, les facteurs environnementaux doivent être intégrés dans l'information afin de révéler la qualité globale de l'habitat. Ces derniers facteurs faciliteront l'évaluation et l'étendue de l'information pouvant être utilisée (Danchin *et al.*, 2001).

L'abondance de nourriture et l'absence de prédateur sont des éléments seulement évaluablement directement une fois que l'individu est installé dans le milieu (Danchin *et al.*, 2004). Or, évaluer l'information directement peut devenir coûteux si ces critères ne se sont pas manifestés durant l'établissement, mais plus tard durant la saison. Pour éviter ce coût, l'information peut être évaluée de manière indirecte sous l'utilisation d'indices sociaux qui révèlent la présence des ressources et des prédateurs (Danchin *et al.*, 2004). Cette source d'information sera principalement utilisée lors du processus de sélection d'habitat densité-dépendante. L'information sociale permet aux prospecteurs de suivre les interactions des congénères et leur comportement à l'intérieur d'un environnement candidat (Danchin *et al.*, 2004; Valone et Templeton, 2002). Cette information peut provenir d'indices involontaires de la performance des congénères dans l'habitat, où les individus vont s'établir à une parcelle en fonction de la densité présente l'année précédente au sein de cette même parcelle (Doligez *et al.*, 2003; Nocera *et al.*, 2006). La présence des congénères avec des exigences similaires à l'individu dévoile un bon indice pour indiquer la localisation des ressources (Danchin *et al.*, 2004). À ce titre, il a été montré que les juvéniles du Goglu des prés (*Dolichonyx oryzivorus*) utilisent la présence de congénères comme valeur de l'habitat à la fin de leur année de naissance pour déterminer l'habitat d'établissement l'année suivante (Nocera *et al.*, 2006; Parejo *et al.*, 2007).

L'analyse du succès des congénères peut aussi fournir une source d'information indirecte dite publique (Valone et Templeton, 2002). Ce type d'information permet de fournir des indices sur la qualité des ressources environnementales via le succès des congénères dans l'habitat cible (Danchin *et al.*, 2004; Valone et Templeton, 2002). C'est une information désignée comme plus fiable que l'information véhiculée par la densité de congénère (Doligez *et al.*, 2003) et par l'expérience personnelle puisqu'elle présente une estimation plus inclusive des paramètres environnementaux de l'habitat (Danchin *et al.*, 2004). L'information peut provenir de l'activité d'alimentation, du succès reproducteur, des interactions des congénères et du choix de partenaires (Danchin *et al.*, 2004). Les individus vont alors copier la sélection d'habitat des autres pour sélectionner leur propre site (Danchin *et al.*, 2004; Parejo *et al.*, 2007). Ce comportement est souvent utilisé chez les espèces migratrices étant donné la limite de temps

qu'elles ont pour évaluer la qualité d'un habitat (Parejo *et al.*, 2007). Par exemple, l'étude de Brown *et al.* (2000) chez l'Hirondelle à front blanc (*Petrochelidon pyrrhonota*) montre l'utilisation du succès reproducteur local, évalué par le nombre d'oisillons envolés, comme information pour copier les sites de reproduction lors de l'établissement la saison suivante. Ainsi, un site présentant une augmentation du nombre d'envolé engendre une augmentation d'immigration et une diminution de l'émigration l'année suivante (Doligez *et al.*, 2002).

Certaines espèces vont aussi utiliser leur expérience personnelle pour prendre une décision sur l'habitat à sélectionner (Doligez *et al.*, 2004). Des études sur les adultes reproducteurs de l'Hirondelle bicolore (Lagrange *et al.*, 2017) et l'Hirondelle à front blanc (Brown *et al.*, 2000) présentent des résultats concordant avec cette prise d'information. En effet, ces espèces semblent utiliser leurs propre succès reproducteur et condition physique pour prendre les décisions de rester ou de quitter. Cependant, cette stratégie ne peut pas être utilisée par les juvéniles et les non reproducteurs puisqu'ils n'ont pas l'expérience requise pour prendre une telle décision (Doligez *et al.*, 2003). En somme, ces dernières sources d'informations ne sont pas exclusives et peuvent être utilisées de manière plus ou moins importante selon la variation spatio-temporelle de l'environnement (Doligez *et al.*, 2003). C'est pourquoi il est important d'inclure une variété de sources d'information lors des analyses de sélection d'habitat afin d'avoir une meilleure connaissance des déterminants des choix réalisés.

1.1.3.5. La sélection d'habitat à multiples échelles

Depuis quelques décennies, il est reconnu que la sélection d'un habitat par un individu est déterminée de manière hiérarchique en dépendant de plusieurs échelles spatiales (Hildén, 1965; Wiens, 1989; Orians et Wittenberber, 1991). Il a été conceptualisé qu'une première sélection d'habitat est faite à l'échelle de l'aire de répartition géographique, suivie d'une sélection au niveau du domaine vital, puis d'une au niveau d'un site spécifique, et finalement d'une sélection des ressources à utiliser (Hutto, 1985; Johnson, 1980). Ainsi, à plus grande échelle, la structure du paysage liée aux conditions climatiques et à la végétation déterminera la distribution d'une

espèce. Tandis qu'à plus fine échelle, se sont plutôt des processus biologiques reliés principalement à des sources d'informations sociales ou publiques qui influenceront la distribution des individus dans l'espace (Bailey et Thompson, 2007; Wiens, 1989). L'analyse de la sélection d'habitat à plusieurs échelles spatiales devient primordiale afin d'évaluer les différents facteurs impliqués dans le processus.

1.2. Objectif et importance du projet

Ce projet vise à évaluer les déterminants qui influencent le recrutement local dans une population d'Hirondelle bicolore et ceux qui influencent les comportements de dispersion natale des individus qui recrutent localement dans la population. Je m'attarderai aussi au processus de sélection d'habitat de reproduction des recrues, notamment en évaluant si les habitats de reproduction choisis diffèrent des habitats de naissance. Mon projet permettra d'avoir une meilleure connaissance des processus qui influencent la dynamique de population chez l'Hirondelle bicolore. L'étude du recrutement locale est bien détaillée chez les espèces de passereaux résidents, mais elle demeure très préliminaire et ardue chez les espèces migratrices. Dans mon étude, je fournirai donc de nouvelles connaissances en ce qui concerne le recrutement local sur une longue période de temps (16 années) tout en prenant en considération les effets possibles d'environnements de qualités variables et contrastées, ce qui n'a pas été effectué dans les études précédentes (Cox *et al.*, 2018; Shutler *et al.*, 2006; Taylor *et al.*, 2018; Winkler *et al.*, 2004). Finalement, les résultats de ce projet amèneront une meilleure connaissance de ce qui influence le recrutement et les comportements de dispersion dans une population en déclin.

1.3. Méthodologie générale

1.3.1. Espèce à l'étude

L'Hirondelle bicolore est un passereau (~20 grammes) insectivore et migrateur néotropical de la famille des Hirundinidae nichant principalement en milieux agricoles et humides à travers

l'Amérique du Nord (Winkler *et al.*, 2011). Cette espèce est largement étudiée vu sa facilité de manipulation et sa capacité à nicher dans des cavités secondaires, telles que des nichoirs artificiels (Jones, 2003). Dans le Sud du Québec, les individus s'établissent dans leurs nichoirs à la mi-avril, les premiers œufs sont pondus début mai et les premiers oisillons naissent en début juin. La période d'envol se déroule durant le mois de juillet. Les juvéniles et les adultes se regroupent ensuite avant d'entamer leur migration vers le sud au mois d'août. Les populations du Québec hiverneront plus précisément en Floride et à Cuba (Knight *et al.*, 2018).

L'Hirondelle bicolore présente un domaine vital de superficie variable selon les différentes étapes de son cycle de reproduction. Avant la période de ponte, les adultes peuvent couvrir une superficie de 175 km² de leur site de reproduction pour s'alimenter et rechercher des partenaires (Lessard *et al.*, 2014). Cette superficie diminue probablement à 78 km² après l'incubation pour l'alimentation des jeunes (Ghilain et Belisle, 2008). Les mâles montrent un comportement plus territorial que les femelles en défendant le nichoir sélectionné (Rendell et Robertson, 1990). Cette espèce est socialement monogame, mais présente un système de reproduction complexe de promiscuité génétique (Porlier et al. 2009; Whittingham et Dunn 2010; Lessard *et al.*, 2014). En effet, 50% à 90% des nids contiennent au moins un oisillon provenant d'un mâle hors couple (Dunn et Whittingham, 2005; Dunn *et al.*, 1994; Lessard *et al.*, 2014; Whittingham et Dunn, 2001).

L'Hirondelle bicolore présente actuellement des déclin de population dans le Nord-Est de l'Amérique du Nord (Michel *et al.*, 2016; Nebel *et al.*, 2010; Shutler *et al.*, 2012). Le recrutement local devient donc un facteur important à étudier afin de mieux comprendre son impact sur la dynamique de population des Hirondelle bicolore. Les études précédentes sur cette espèce rapportent des taux de recrutement variables. Alors que certaines études obtiennent des taux presque nuls (Cox *et al.*, 2018; Taylor *et al.*, 2018; Whittingham et Dunn, 2001), d'autres détectent des taux supérieurs à 5% (Berzins *et al.*, 2020; Lombardo *et al.*, 2020; Shutler et Clark, 2003; Winkler *et al.*, 2005). Par contre, la connaissance des déterminants de ces taux de recrutement reste méconnue. Aussi, comme cette espèce est migratrice, les conditions

climatiques rencontrées le long des corridors migratoires et aux divers sites d'hivernation amènent de nombreux défis de survie (Cox *et al.*, 2020; Knight *et al.*, 2019; Studds *et al.*, 2008; Weegman *et al.*, 2017). La dispersion natale chez cette espèce reste aussi peu étudiée. Par exemple, Winkler *et al.* (2005) présentent des distances de dispersion natale moyennes de 10 km, mais ne rapportent aucun déterminant pouvant expliquer la variation présente dans ces distances. L'étude des comportements de prospection chez les juvéniles montre toutefois qu'ils auraient la capacité de prospecter jusqu'à 20 km de leur site de naissance pour acquérir de l'information (Pegan *et al.*, 2018; Winkler *et al.*, 2005). Cette prise d'information est susceptible d'influencer la dispersion natale et le recrutement local.

1.3.2. Aire d'étude

Les données utilisées dans ce mémoire proviennent du suivi d'un système d'étude situé dans le Sud du Québec, Canada, dans les régions administratives de l'Estrie et de la Montérégie et couvrant une superficie de 10 200 km² (Ghilain et Bélisle, 2008). Depuis 2004, un total de 40 fermes est suivi à l'intérieur d'un gradient d'intensification agricole d'est en ouest. Chacune de ces fermes contient un transect composé de 10 nichoirs espacés de 50 m et dont l'ouverture est orientée sud-est. Chaque ferme est visitée aux deux jours afin de faire le suivi des nids, des œufs, des adultes, des oisillons et des conditions environnementales. Dans le cadre de mon projet, les données obtenues de 2004 à 2019 ont été utilisées.

1.4. Hypothèses et prédictions

En me basant sur la littérature résumée plus haut, je m'attends à ce que le recrutement local annuel varie en fonction de l'environnement duquel les juvéniles sont issus l'année précédente, lequel influence la date d'envol, le nombre de juvéniles envolés et leur masse à l'envol. Ainsi, j'anticipe qu'il y aura un plus grand retour des juvéniles lorsque les dates d'envol sont tôt dans la saison, le succès d'envol est élevé sur les sites de naissance, et que les masses à l'envol sont élevées. La compétition interspécifique pour les sites de nidification, la densité de congénères

et le type de paysage agricole autour des fermes devraient aussi affecter le recrutement. Je m'attends à ce que les sites de naissance présentant un niveau de compétition interspécifique faible, une densité élevée de congénères et un paysage agricole extensif favorisent le retour des juvéniles dans le système l'année suivante. Je m'attends à ce que les conditions climatiques rencontrées au cours de la première migration d'hivernation et de reproduction aient un fort impact sur la survie des juvéniles durant leur première année. Ainsi, des conditions climatiques favorables, soient des températures clémentes et peu de précipitations, devraient favoriser la survie des juvéniles et par le fait même, leur retour dans leur population de naissance.

Je m'attends également à ce que les recrues locales dispersent de manière non-aléatoire dans le système d'étude. Les distances de dispersion natale des recrues seront influencées par les caractéristiques de leur site de naissance. Je prédis que les recrues nées dans de bons habitats (c'est-à-dire un habitat avec un meilleur potentiel pour le succès reproducteur) devraient disperser sur de plus petites distances ou retourner à leurs sites de naissances. Ces derniers correspondent à des habitats présentant une faible compétition interspécifique pour les sites de nidification, une densité élevée de congénères et une proportion de cultures extensives élevée. Je m'attends aussi à ce que les individus qui se sont envolés tôt dans la saison et qui proviennent de mères plus expérimentées dispersent sur de plus faibles distances dans le système.

Finalement, je m'attends à ce que les recrues qui dispersent de leurs sites de naissance se déplacent vers des sites présentant des caractéristiques plus favorables à la reproduction que leurs sites de naissance. Je prédis donc que les individus nés sur des sites avec une faible proportion de cultures extensives, une faible densité de congénères et une forte densité de compétiteurs interspécifiques auront tendance à disperser vers des sites aux caractéristiques opposées.

CHAPITRE 2

DÉTERMINANTS DU RECRUTEMENT LOCAL ET DE LA DISPERSION NATALE CHEZ UNE POPULATION DE PASSEREAUX EN DÉCLIN

2.1 Introduction à l'article

Cet article porte sur l'évaluation des déterminants du recrutement local et de la dispersion natale chez une population d'Hirondelle bicolore nichant le long d'un gradient d'intensification agricole dans le Sud du Québec. Les déterminants du recrutement local chez cette espèce demeurent méconnus étant donné la difficulté à recapturer les juvéniles au stade adulte dans les populations nicheuses. À l'aide d'une étude longitudinale en cours à l'Université de Sherbrooke depuis 2004, il a été possible de recapturer suffisamment d'individus locaux afin d'évaluer les déterminants qui influencent leur retour dans leur population d'origine, puis d'évaluer les caractéristiques qui influencent leur dispersion natale et le processus de sélection de leur premier site de reproduction. Les résultats présentés permettront de mettre en lumière les mécanismes influençant les comportements de mouvement des juvéniles et la sélection de leur premier habitat de reproduction. Ceux-ci constituent une contribution importante pour l'étude du recrutement local qui est un taux vital important dans la régulation de plusieurs populations aviaires sauvages.

Cet article a été écrit en collaboration avec Dany Garant, Marc Bélisle et Fanie Pelletier. J'y ai contribué significativement par la récolte des données sur le terrain, le traitement des échantillons en laboratoire, les analyses statistiques et la rédaction de la première version complète du manuscrit. Mon directeur, Dany Garant, a supervisé le projet et, avec mon codirecteur, Marc Bélisle, participé à l'élaboration des questions de recherche, à l'interprétation des résultats, à la révision du manuscrit et au financement du projet. Fanie Pelletier a également participé à l'amélioration de ce manuscrit par ses commentaires et a aussi participé à l'encadrement et au financement du projet. Cet article constitue le cœur de ce mémoire et a été soumis à la revue scientifique *Oikos* à l'hiver 2021.

Determinants of local recruitment and natal dispersal in a declining bird population

by

Esther Carle-Pruneau, Marc Bélisle, Fanie Pelletier & Dany Garant

2.2 Abstract

Recruitment and juvenile dispersal are important demographic rates and studying their determinants is particularly important in the current context of global anthropogenic perturbations. In birds, and especially for migratory species, assessing these rates is challenging because of the difficulties involved in tracking individuals between their fledging and return to a breeding population. Here we assessed the determinants of local recruitment and natal dispersal distances in Tree swallows (*Tachycineta bicolor*), a aerial insectivore. To do so, we used a 16-year dataset obtained from the long term monitoring of a population breeding within a 10 200 km² study system located along a gradient of agricultural intensification in southern Québec, Canada. Our results showed that yearly local recruitment rates ranged between 1.0% and 3.2%. Earlier fledging date and heavier fledglings were negatively and positively related to greater recruitment from a given clutch respectively. Our results also showed that natal dispersal distances were generally short (mean = 12.7 ± 13.8 km (SD)) and were influenced by different factors depending on sex. Females dispersed less when conspecific occupancy on breeding site was high, while males dispersed more in the presence of competing House sparrows (*Passer domesticus*) and when their mother was young. Selection of breeding locations appeared to take place at multiple scales and individuals recruited in sites with characteristics similar to their natal sites. Our results allow to qualify for the first time the information of local recruitment and natal dispersal dynamics in this migratory species. These factors will now be important to consider for the management of this species in order to promote the return and maintenance of individuals in their natal population.

Keyword: farmland birds, local recruitment, migratory species, natal dispersal, natal habitat, population dynamics, tree swallow

2.3 Introduction

Survival, dispersal, recruitment and reproduction are widely studied aspects of population dynamics and are the fundamental drivers of population growth and size (Sutherland et al. 2000, Nichols and Hines 2002, Lande et al. 2003). Studying those demographic rates and their variability becomes particularly important in a context of perturbations associated with global changes, such as large fires, invasive species and disease outbreaks (Oro, 2020). Yet the ways in which vital rates respond to environmental changes can vary among and within populations, as well as across species (Gaillard and Yoccoz 2003, Sæther et al. 2016). For instance, juvenile survival is generally more variable than adult survival likely as a result of a greater sensitivity of young individuals to suboptimal environmental conditions (Gaillard and Yoccoz, 2003, Gaillard et al. 2000). Previous studies have indeed shown that predation (Naef-Daenzer et al. 2001, Goldstein et al. 2018) and physical condition (Clutton-Brock 1988, Monrós et al. 2002) are important determinants of juvenile survival. Environmental stochasticity is also an important factor influencing juvenile survival (Altwegg et al. 2005) through its influence on habitat quality (Lampila et al. 2006), including resource availability (Bowler and Benton, 2005). Such variability of vital rates in responses to environmental changes requires the study of population dynamics to be taxon specific (Benton and Bowler, 2012).

In birds, studying juvenile survival is challenging because of the difficulties involved in tracking marked individuals between life stages. For example, in migratory species, the site where an individual fledge and the location of the breeding population where it recruits as adult is separated by a seasonal migration and, can often be located several hundreds of kilometers apart (Vega Rivera et al. 1999, Cox et al. 2014, Pegan et al. 2018). Previous studies showed that factors such as clutch size, fledging mass and fledging date are important determinants of post-fledging survival of juveniles and of their probability of recruitment into the population the following year (Both et al. 1999, Monrós et al. 2002, Shutler et al. 2006, 2012, Greño et al. 2008, Raja-aho et al. 2017, Lombardo et al. 2020). The influence of these determinants may however depend on local and regional weather conditions (Greño et al. 2008, Winkler et al.

2013, Weegman et al. 2017). Long-distance migratory species face the additional challenge of weather and climate conditions on wintering grounds and stopover sites, affecting migratory routes and schedules as well as survival (Studds et al. 2008, Weegman et al. 2017, Cox et al. 2020). Because these challenges can act on juvenile survival and local recruitment at different spatial and temporal scales, it is important to document the factors influencing vital rates throughout the entire life cycle of individuals.

Surviving juveniles may disperse from their natal site to breed (Greenwood and Harvey, 1982). They will disperse for a variety of reasons that vary according to the interaction between the life history of the species and both abiotic and biotic environmental conditions (Bowler and Benton, 2005). Dispersal has a significant impact on population size and will also influence its composition, including its sex ratio and age structure in both time and space (Sutherland et al. 2000, Bowler and Benton 2005, Ronce 2007). Juvenile dispersal is also directly related to the probability of recruitment into populations (Sutherland et al. 2000, Matthysen 2012, Schaub et al. 2012). Dispersal distance also varies among species and individuals depending on several factors. In birds, females tend to disperse at greater distances than males (Greenwood and Harvey 1982, Nilsson 1989). Males can, however, disperse farther when growing under low resource conditions (Duckworth, 2009). This was observed in Western bluebirds (*Sialia mexicana*) where mothers adjusted offspring production: they produce more males early when the availability of nesting resources was low (Duckworth, 2009). It may also result from high stress in juvenile males induced by their mother's age or experience (Angelier and Chastel, 2009). Inter-individual variation in dispersal distances can also be related to specific traits (Paradis et al. 1998). For example, later laying dates have been shown to result in greater natal dispersal distances of recruits (Greenwood and Harvey 1982, Nilsson 1989). Fledging mass has also been shown to influence dispersal distances, with larger individuals dispersing further away likely because of higher energy reserves (Cote et al. 2017). Natal habitat characteristics, such as conspecific density (Nilsson, 1989), interspecific competition (Weisser, 2001), and landscape structure (Paradis et al. 1998, Müller et al. 2005), can also influence dispersal distances. Another important factor is the prospection made by fledglings to acquire information on the suitability

of potential breeding sites (Pärt and Doligez 2003, Winkler et al. 2005, Nocera et al. 2006, Pegan et al. 2018). This type of information provides indices regarding the local conditions they may experience as breeders, for example, through assessment of the presence of interspecific competitors or conspecific fledging success in a given habitat (Valone and Templeton 2002, Danchin et al. 2004, Müller et al. 2005, Parejo et al. 2007). Individuals are thus susceptible to modify their dispersal behavior according to different factors encountered during their lives and based on the magnitude of these factors.

Human-induced environmental changes could also influence dispersal and local recruitment in birds. Agriculture, for instance, has transformed 70% of grassland habitats worldwide (Tews et al. 2013), most of which for intensive cultures devoted to annual row crops such as corn, soybean, and wheat (Benton et al. 2003). Intensification of agricultural practices generates homogenous landscapes through the loss of marginal uncultivated habitats, the simplification of crop rotations largely oriented toward row crop production, the high inputs of fertilizers and pesticides and the use of heavy machinery (Benton et al. 2003, Stanton et al. 2018). Such practices and ensuing environmental changes affect the breeding success and population abundance of grassland and farmland birds (Benton et al. 2002, Murphy 2003, Stanton et al. 2018, Rosenberg et al. 2019). Agricultural intensification also affects insect populations, many of which are showing significant large-scale declines in several agricultural regions (Wagner, 2020). These declines represent a threat to farmland bird species feeding on insects, including several aerial insectivores (Benton et al. 2003, Ambrosini et al. 2012, Hallmann et al. 2014). Intensive agriculture and its associated disturbances may thus impair the dispersal and recruitment of birds born in farmland habitats (Wiens 2001, Fahrig 2007, Paquet et al. 2018) and thereby cause population declines (Cox et al. 2018). Assessing the influence of different types of agricultural habitats on dispersal and recruitment (Mathias et al. 2001, Winkler et al. 2005) is thus crucial to understand the impact of agricultural practices on farmland bird demographic rates and population growth (Paquet et al. 2018).

In this study we assessed the determinants of local recruitment and natal dispersal distance using data from a long-term study of the breeding ecology of Tree swallows (*Tachycineta bicolor*) in southern Québec Canada. As several other migratory aerial insectivorous passerines, this species shows population declines in northeastern North America (Nebel et al. 2010, Shutler et al. 2012, Michel et al. 2016), which emphasizes the need to understand the factors affecting its population dynamics. However, the determinants of local recruitment and dispersal distance of Tree swallows, as well as of other aerial insectivores, have so far received little attention. Previous studies showed variable and relatively low annual return rates of juveniles ranging from between 0 and 6% (Whittingham and Dunn 2001, Cox et al. 2018, Taylor et al. 2018, Winkler et al. 2005), up to 15% (Shutler and Clark 2003, Berzins et al. 2020, Lombardo et al. 2020). Most studies, however, were conducted over limited time and/or geographic scales (Shutler and Clark 2003, Cox et al. 2018), or were conducted on islands (Taylor et al. 2018), which can preclude the detection of the impacts of environmental or anthropogenic changes acting over large scales. Here we used 16 years of data collected at both the population (habitat characteristics and local population size) and individual level (morphological traits and natal/breeding habitat characteristics) to study the local recruitment and natal dispersal distance of Tree swallows among 40 farms distributed along an agricultural intensification gradient spanning 10 200-km². Previous study on this population showed that agricultural intensification negatively affect adult reproductive success (Ghilain and Bélisle 2008, Lessard et al. 2014) and intensify the strength of selection on morphological traits in nestlings (Houle et al. 2020). Moreover, nest-site competition between Tree swallows and House sparrows (*Passer domesticus*) reduced nest box occupancy by swallows (Robillard et al. 2013) and greater nest box occupancy by Tree swallows was indicative of higher habitat quality in this population (Bourret et al. 2015).

We first evaluated the effects of annual environmental conditions, fledging date, mean fledging mass, number of fledglings produced by farm, as well as the effects of natal farm characteristics (i.e. proportion of extensive cultures, nest-box occupancy by House sparrows and by Tree swallows), on the local recruitment rate by clutch. We first predicted a greater return of juveniles if they encountered favourable climatic conditions during their first fall and spring migration.

We evaluated this climatic effect using the ENSO index as juvenile apparent survival of Tree swallows during the wintering period was previously associated with low values of this index (see Cox et al. 2020). For reference, low ENSO values correspond to El Niño events while positive ones to La Niña events. We also predicted higher local recruitment rate with more fledglings, with a higher mean fledging mass and earlier mean fledging date. We also predicted a greater recruitment on natal farms with lower nest-site competition by House sparrows, higher nest-box occupancy by conspecifics, and composed of and surrounded by greater amounts of forage crops and thus by less intensive cultures (e.g. corn, soybean, wheat).

We then used recruit-specific data to assess the effects of putative determinants of natal dispersal distance. We first tested whether recruits dispersed randomly throughout the system and quantified the range of dispersal distances observed. We then evaluated whether dispersal distances were influenced by the characteristics of the natal habitat of recruits. We predicted that individuals born in better habitats (i.e. typically characterized by higher reproductive success) should colonize similar habitats or even return to their natal site, compared to individuals born in habitats less favorable to reproductive success, which should disperse at greater distances from their natal site. Thus, we expected that individuals born in habitats with low interspecific nest-site competition, high conspecific nest-box occupancy and a high proportion of forage crops should disperse over shorter distances in order to return to sites similar to their natal site, which already had good breeding conditions. We also predicted that individuals fledging early, with a higher fledging mass and from a more experienced/older females should disperse over shorter distances. Finally, we compared the characteristics of the breeding habitat selected by recruits to those of their natal habitat. We predicted that individuals born in low quality habitats should disperse toward more favourable ones. Thus, individuals born in sites with low amounts of forage crops, high nest-site competition by House sparrows and low conspecific nest-box occupancy should disperse towards sites with opposite characteristics.

2.4 Methods

2.4.1. Study system

We monitored the breeding ecology of Tree swallows since 2004 within a nest-box network spanning an area of 10 200-km² in southern Québec, Canada (Fig. 2). The network was composed by a total of 400 nest boxes distributed among 40 farms (10 per farm). On each farm, nest boxes were separated from each other by ~50 m and faced southeast. Each farm was visited every two days throughout the breeding season to monitor nests, eggs, nestlings, adults, and environmental conditions. Farms were located within an agricultural intensification gradient ranging from extensive cultures mostly devoted to forage crops in the east to more intensive row-crop productions in the west. For a detailed description of the study area, see Ghilain and Bélisle (2008).

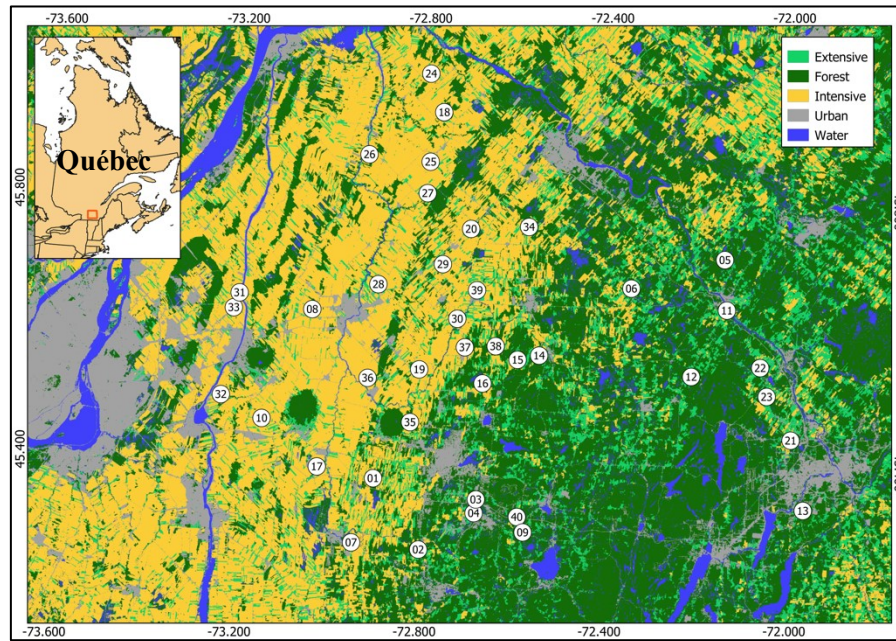


Figure 2 **Distribution of the 40 farms in southern Québec, Canada, where Tree swallows were monitored between 2004 and 2019.**

Land cover types are based on a mosaic of classified satellite images (Agriculture and Agri-food Canada, 2016). “Extensive” and “intensive” refer to agricultural practices and culture types. Each farm is represented by a circle.

2.4.2. Monitoring of nestlings and adults

Nestlings were captured directly in nest boxes and banded on day 12 using a US Fish and Wildlife Service aluminum band. Body mass (± 0.01 g) was measured at 12 and 16 days of age. Adult females were captured during incubation while adult males were captured during the nestling phase. Considering non-abandoned nests upon capture time, more than 99% of females and 85% of social males were captured. All captured adults were banded using the same aluminum band as nestlings. Blood samples were collected on all captured adults and 12 days nestlings from the brachial vein using P8 grade filter paper (Thermo Fisher Scientific) and stored in individual plastic bags at room temperature for subsequent molecular analyses. The sex of adults was first determined by the presence of a brood patch or cloacal protuberance for females and males, respectively, and was later confirmed by molecular analysis (see Lessard et al. 2014).

The sex of nestlings was determined only by molecular analysis. The age of adult females that were not banded as nestlings was categorized as second year (SY) and after second year (ASY) based on plumage coloration following Hussell (1983).

2.4.3. Landscape characterization and nest-box occupancy

Extensive farms typically grew hay, clover, or alfalfa and comprised pastures, while more intensive farms mainly grew corn, soybean and wheat as row crops. To assess the impact of local and regional agriculture on local recruitment and natal dispersal distance, we quantified the relative land cover by extensive cultures using data from 2004 within 5 and 20 km of each farm by averaging the relative cover values obtained for each nest box of a given farm for each of these radii respectively. The 5-km radius corresponds to be the maximum distance typically reached by foraging adults with nestlings (Ghilain and Bélisle, 2008), and the 20-km radius matches the spatial scale used for prospecting by juveniles before migration (Pegan et al. 2018). Land cover was assessed using a mosaic of geo-referenced and classified Landsat-7 satellite images (Agriculture and Agri-Food Canada, 2016). Competition for nest boxes by House sparrows and conspecifics at natal sites was assessed based on density estimates of the two species on each farm. More specifically, we used the proportion of nest boxes occupied out of a total of 10 boxes by each species on each farm as in Bourret et al. (2015).

2.4.4. Statistical analyses

All analyses were performed using R V.3.5.3 (RStudio Team, 2019). All continuous explanatory variables were standardized to a zero mean and unit variance before model selection. Models were simplified using a backward selection procedure. Removal of a variable was evaluated at each step based on a likelihood ratio test (LRT) and alpha level set at 0.05 (Zuur et al. 2009). When an interaction was included in a model, the latter was tested against a model without the interaction before removing the main effects composing that interaction. If the interaction was significant, its main effects were retained in the model, regardless of their own significance.

Random effects were tested with LRTs using models containing all fixed effects originally considered. Normality and dispersion of residuals were assessed using the DHARMA package (Hartig, 2020).

2.4.5. Local recruitment

Local recruitment was defined as the number of individuals born on a given clutch in a given farm-year that recruited into the nest-box network (i.e. 400 nest boxes) in subsequent years, hereafter we refer to this variable as the local recruitment rate by clutch. We analysed this variable (number of recruits on the total of fledglings per clutch) using generalized linear mixed models (GLMMs) with a binomial proportional distribution and logit link function. We assessed the relationship between recruitment rate and large scale climate using the El Niño Southern Oscillation (ENSO) index (Climate Prediction Center, 2020) and more specifically, the mean ENSO index experienced by juveniles during (1) their first fall migration (August-October) and (2) their first spring migration (March-April at year $t+1$) (see Gow et al. 2019). We included as fixed effects mean fledgling mass, minimal fledging date (Julian day) and nestling sex ratio (male:female) per clutch, as well as the nest-box occupancy by conspecifics and House sparrows on the natal farm. In addition, we included the mean proportion of extensive cultures from 2004 within 5 km of the nest boxes of each farm. The total number of fledglings per farm-year was included as a proxy of the global fledging success throughout the study system. Mean fledgling mass was calculated based on nestling body mass at day 12 due to lack of data for this trait on day 16. Nevertheless, body mass at day 12 was positively related to body mass at day 16 ($n = 9336$, $P < 0.001$, $r = 0.64$). Natal year and farm were considered as random effects to control for the non-independence of observations. ENSO index during spring migration had to be removed since it led to a VIF of 3.5 and it was strongly correlated with the fall migration ENSO index ($r = 0.73$). Analyses were conducted with the lme4 and lmerTest packages (Bates et al. 2019). The piecewiseSEM package was used to calculate R^2 values (Lefcheck, 2016).

2.4.6. Natal dispersal distance

Natal dispersal distance was calculated as the distance (km) between the farm where a fledgling was born and the farm where it recruited. The distribution of dispersal distances was then assessed to determine whether recruits dispersed randomly in the system. We specifically compared the observed mean natal dispersal distance ($n = 193$) to a distribution of 10 000 mean natal dispersal distances generated iteratively by randomly assigning a breeding farm, among the 40 that composed the study system, to each of the 193 recruits.

We also evaluated whether the decision of recruits to disperse from the natal farm depended upon different variables using GLMMs with a binomial distribution and logit link function. We first tested if the effects of explanatory variables varied with the sex of recruits by comparing models with and without two-way interactions between sex and those variables. As the model with interactions did not have a significantly higher likelihood ($LRT = 13.86$, $df = 10$, $P = 0.18$), we modeled natal dispersal of both sex combined. Potential drivers of natal dispersal included the mean proportion of extensive cultures within 5 km and 20 km of the natal farm as landscape cover at these scales was found to be associated to fledging success in Tree swallows (Ghilain and Bélisle 2008, Baeta et al. 2012) and post-fledging prospecting in passerines (Pärt and Doligez 2003, Pegan et al. 2018), respectively. We also included the proportion of nest boxes occupied by conspecifics and House sparrows on natal farms, along with the fledging date and body mass of recruits as well as their mother's age. In our system, about 80% of recruits are recaptured on a farm within 25 km of their natal farm. To consider the possible prospecting of juveniles and the potential attraction exerted by conspecifics, we further included the number of nest boxes occupied by conspecifics within 25 km from the natal farm and breeding farm (i.e. recruit farm), hereafter referred to as the natal regional conspecific occupancy and breeding regional conspecific occupancy, respectively. To control for the availability of monitored farms surrounding natal sites, we also included the median distance to all monitored farms within a 25-km radius of the recruit's natal farm. We also controlled for recruit age since some individuals were recaptured in our study system at more than 1 year of age (1 year: 89, 2 years:

68, 3 years: 25, 4 years: 9, 5 years: 2 recruits). We considered the birth year, the breeding year and natal farm identity as random effects to control for the hierarchical structure of our dataset. All three random effects were however removed from model since they were not retained following LRTs and explained near zero variance. Breeding regional conspecific occupancy was also removed from the models since it led to collinearity with a VIF > 3 and it was highly correlated with regional conspecific occupancy at the natal site ($r = 0.60$).

We assessed the determinants of dispersal distance using GLMMs fitted with a tweedie distribution to consider the excess of zero values in our dataset (Foster and Bravington, 2013). We have once again tested if the effects of potential determinants of dispersal distance varied between sexes by comparing models with and without two-way interactions between sex and the other potential determinants. As the model with interactions had a significantly higher likelihood (LRT = 23.76, df = 10, $P = 0.008$), we modeled natal dispersal distance of each sex separately. We considered the same potential determinants as in the previous analysis. The majority of Tree swallows reproduce in their first year and local recruits should thus be 1 year old. Yet, given the small number of recruits in our study system, we also considered older recruits. Nevertheless, we have also conducted an analysis with only 1-year-old recruits to assess the robustness of our conclusions (see Table S1). We again considered birth year, breeding year and natal farm identity as random effects and all three variables were removed from both the female and male models since none were significant following LRTs and explained near zero variance. Analyses were performed using the lme4, statmod and tweedie packages for GLMs (Dunn, 2017). We used the piecewiseSEM package to calculate R^2 values (Lefcheck, 2016).

2.4.7. Natal vs breeding habitat difference

We first assessed if recruits settled on a breeding farm showing habitat characteristics similar to that of their natal farm by relating each of the above habitat characteristics on the breeding and natal farms in a different model. In each of these models, we also included an interaction with the sex of recruits to assess if these associations varied between sexes. The median distance to

all farms within a 25-km radius from the natal farm was added as control for differences in breeding farm availability. Hatching and breeding years as well as natal farm of each recruit were initially included as random effects but were removed from the models for extensive cultures (within both 5 and 20 km) since they were not significant following LRTs and explained near zero variance. While changes in extensive cultures were modeled using linear models, changes in House sparrow and conspecific nest-box occupancy were analyzed based on the proportions of occupied nest boxes using GLMMs with a binomial proportional distribution and logit link function. Analyses were performed using the lme4 package for GLMMs models (Bates et al. 2019).

We then assessed whether individuals selected these environmental characteristics randomly. To do so, we tested whether the slope coefficients observed in the models relating breeding and natal site characteristics differed from those obtained under two scenarios. First, we calculated slope coefficients assuming that each recruit ended up breeding on a farm chosen randomly across the whole system and repeated this process 1 000 times for each habitat characteristic. We then repeated the above procedure yet while accounting for dispersal distance. The likelihood that a recruit ended up breeding on a particular farm was then constrained by the frequency distribution of dispersal distances (see Fig. S1). Thus, a farm located at a greater distance from the natal farm had a lower probability of being selected by the recruit. We assessed whether there was a significant difference between the observed coefficient (slope) and those obtained by simulation based on the position of the observed value relative to the quantiles of the random distribution.

2.5 Results

2.5.1. Local recruitment

A total of 193 fledglings (109 females and 84 males) from our study system returned as breeding adults between 2005 and 2019 (out of a total of 11 478 fledglings). An average of 0.37 ± 0.69

(mean \pm SD) individuals per farm-year returned to the system and annual local recruitment rates ranged from 1.0% to 3.2%. However, the immigration rate (i.e. new breeding adults) in our population is quite high with an average of 6.17 ± 3.49 (mean \pm SD) individuals per farm-year and an average annual immigration rate of 58.65 ± 12.86 % (mean \pm SD). The local recruitment rate per clutch was positively correlated to the mean fledging mass of the clutch and negatively correlated to the minimum fledging date. There was also a marginally non-significant negative relationship between ENSO index during fall migration and recruitment (Table 1, Fig. 3). For reference, low ENSO values correspond to El Niño events while positive ones to La Niña events. Local recruitment was not influenced by the amount of extensive cultures within 5 km of their natal nest boxes (Table 1) and doesn't differ across the agricultural gradient (Fig. S2). None of the other variables (nest box occupancy by conspecific and House sparrow, nestling sex ratio and fledglings by farm) were significantly associated to recruitment rate (Table 1).

Table 1. Results of generalized linear models for the number of Tree swallow fledglings per clutch farm-year that recruited into the study system between 2005 and 2019.

Recruits on the total of fledglings by clutch farm-year (n _{obs} = 1703, n _{ID} = 135)				
Fixed effects*	Est.	SE	z	P
Total number of fledglings (farm-year)	0.04	0.10	0.42	0.67
Fall migration ENSO (August to October)	-0.17	0.10	1.69	0.09
Nestling sex-ratio by clutch (male : female)	-0.05	0.09	0.54	0.59
Mean fledging body mass (clutch)	0.32	0.11	2.93	0.003
Minimal fledging date (clutch)	-0.29	0.12	2.49	0.013
Proportion of extensive cultures (5 km)	0.05	0.10	0.47	0.64
Nest-box occupancy by conspecific	-0.03	0.14	0.21	0.84
Nest-box occupancy by House sparrows	0.01	0.12	0.12	0.91

*ENSO index was determined for each natal year. Nestling sex-ratio, mean fledging body mass and minimal fledging date were determined for each clutch. Other fixed effects were calculated on natal farm-year basis. Models were fitted with a Binomial proportion error distribution and logit link function. Number of observations (n_{obs}) corresponds to the number of clutches that produced at least one fledgling. Number of recruits born in the system (n_{ID}) without *NA* values. Numeric explanatory variables were standardized (zero mean, unit variance) and the values of the coefficients are those before the variables were dropped from the model. Variable in bold is significant. R^2 marginal = 0.06; R^2 conditional = 0.10.

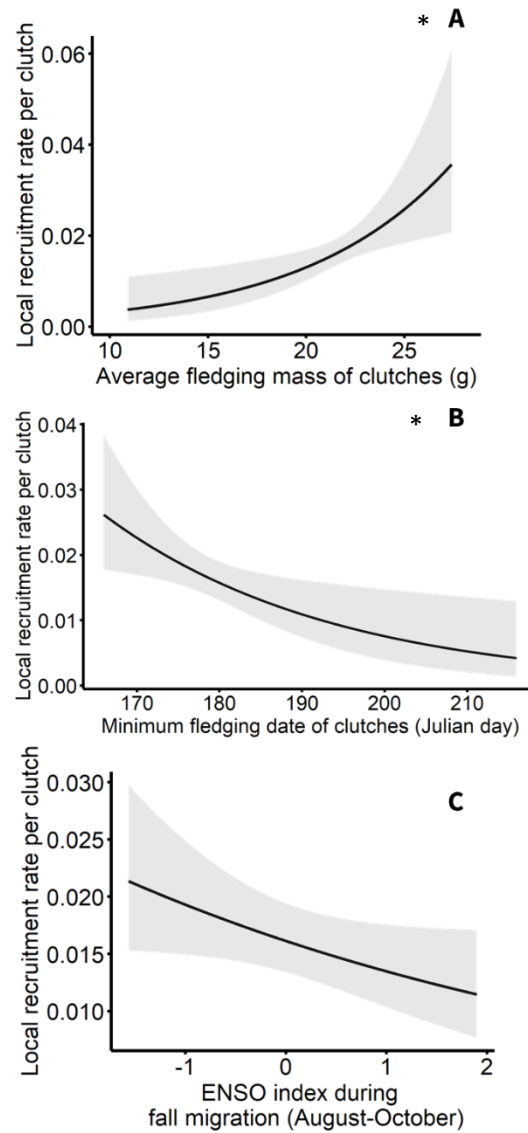


Figure 3 Relationship between rate of local recruits per clutch farm-year and A) average fledging mass B) Minimum fledging date C) ENSO index during fall migration for Tree swallows in southern Québec. The line represents the predicted relationship obtained from the final model (Table 1). Shaded bands represent 95% CIs for predicted relationship. Stars indicate the significant effect ($P < 0.05$).

2.5.2. Natal dispersal

More than half (55%) of local recruits dispersed within a 10-km radius and most (88%) dispersed within a 30 km radius from their natal farm (Fig. 4). Natal dispersal distances averaged 12.7 ± 13.8 km (SD) (range: 0-66.8 km) and were significantly lower ($P < 0.001$) than simulated mean distances (38.8 ± 1.4 km) obtained under the assumption that individuals dispersed randomly within the system (see Fig. S3).

Dispersal probability of recruits was not explained by any variable (Table S2). Natal dispersal distance of males increased for individual born on a farm showing high levels of nest-box occupancy by House sparrows (Table 2, Fig. 5A). Male recruits from inexperienced (SY) mothers also dispersed at greater distances than males from older (ASY) and likely more experienced mothers (Table 2, Fig. 5B). Natal dispersal distance of females was only related to the regional nest-box occupancy by conspecifics (Table 2, Fig. 5C): females born on a farm with a high number of nest boxes occupied by Tree swallows within 25 km of their natal farm dispersed over shorter distances.

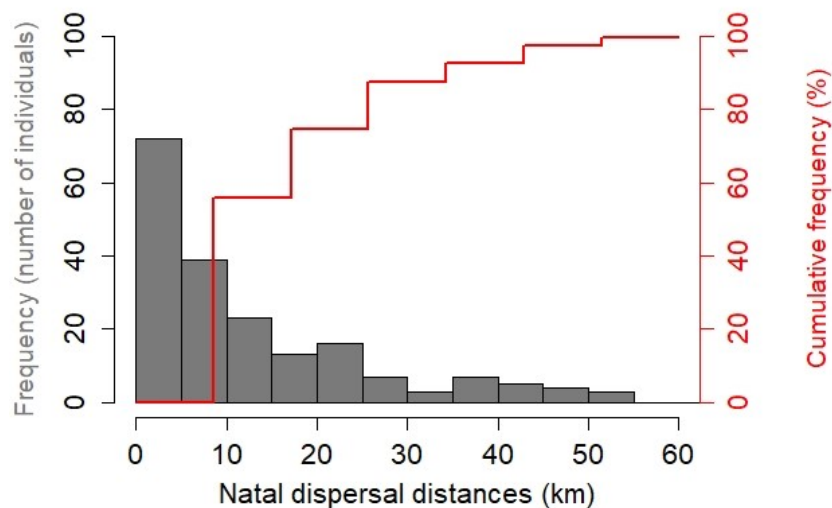


Figure 4 Distribution of natal dispersal distances (km) of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019.

Table 2. Results of generalized linear models of natal dispersal distance of Tree swallow fledglings (males and females) that recruited into the study system between 2005 and 2019.

	Males (n_{ID} = 83)				Females (n_{ID} = 109)			
Fixed effects*	Est.	SE	<i>t</i>	<i>P</i>	Est.	SE	<i>t</i>	<i>P</i>
Recruit fledging mass	-0.12	0.14	0.86	0.40	0.01	0.11	0.13	0.90
Recruit fledging date	0.005	0.16	0.03	0.98	0.05	0.10	0.47	0.64
Recruit age	0.04	0.14	0.25	0.81	-0.10	0.09	1.05	0.29
Mother age (SY)	1.23	0.39	3.13	0.002	-0.31	0.29	1.05	0.29
Natal regional occupancy by conspecifics	-0.04	0.14	0.26	0.80	-0.26	0.10	2.73	0.007
Natal local occupancy by conspecifics	0.19	0.18	1.03	0.30	-0.12	0.09	1.29	0.20
Proportion of extensive cultures (5 km)	0.02	0.19	0.10	0.92	0.000	0.13	0.00	1.00
Proportion of extensive cultures (20 km)	0.04	0.17	0.23	0.82	-0.11	0.10	1.13	0.25
Natal occupancy by House sparrows	0.29	0.12	2.35	0.02	0.006	0.11	0.05	0.96
Median distance of farms	0.21	0.15	1.38	0.17	-0.03	0.11	0.26	0.80

*Except for the median distance of farms within 25 km of the natal farm, mother's age, recruit age, fledging date and fledging mass, all fixed effects were calculated on a natal farm-year basis. Models were fitted under a Tweedie error distribution with a compound Poisson-gamma distribution $p = 1.2$. Number of individuals (n_{ID}) are included in parentheses. Numeric explanatory variables were standardized (zero mean, unit variance) and the values of the coefficients are those before the variables were dropped from the model. Mother age had two levels and after second year (ASY) was the reference. Variables in bold are significant. Males: $R^2 = 0.82$. Females: $R^2 = 0.42$.

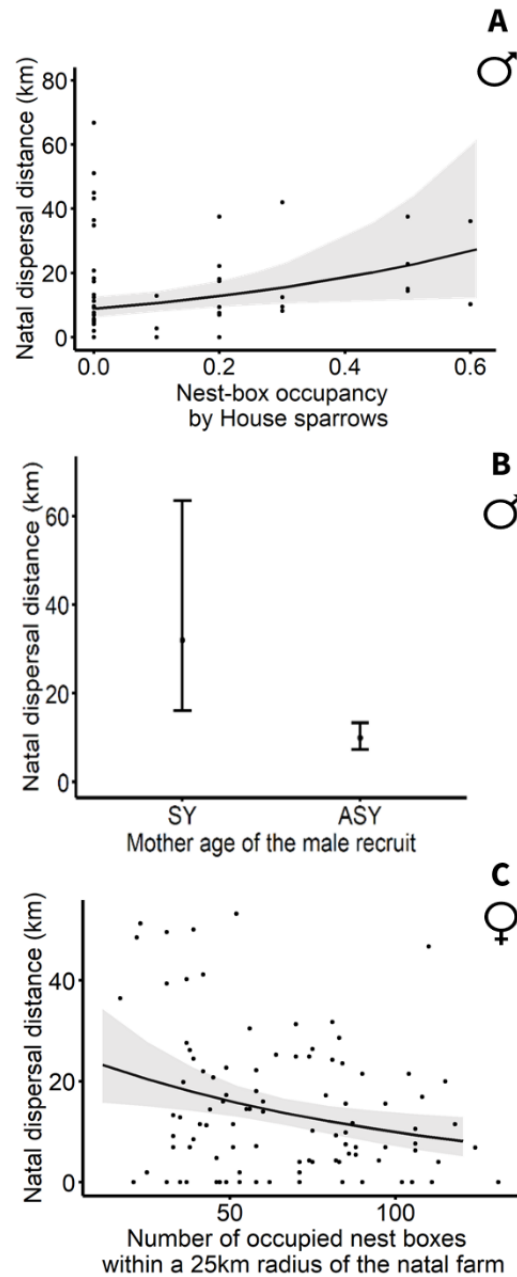


Figure 5 Relationships between natal dispersal distances (km) of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019 and A) Natal occupancy by House sparrows of male recruits, B) mother age of male recruits, and C) Natal regional occupancy by conspecifics of female recruits. Lines represent predicted relationships obtained from the final models (Table 2). Shaded bands represent 95% CIs for predicted relationships and dots observed values.

2.5.3. Natal vs breeding habitat differences

We found a positive relationship between the natal and breeding habitat characteristics of local recruits, which suggests that recruits settled to breed in sites similar to their natal ones in at least some features (Tables 3 and 4, Fig. 6). The interactions between each habitat characteristic and sex were not significant (Table 3 and 4). Overall, this suggests that relationships between natal and breeding habitat characteristics were similar for both sexes. Our analyses also showed that female recruits tended to breed on farms with higher amounts of extensive cultures within 5 km and that male recruits tended to breed on farms with higher densities of conspecifics than females (Tables 3 and 4). Furthermore, the coefficients (slopes) of the above four relationships linking breeding to natal habitat characteristics (Tables 3 and 4) were significantly larger than those obtained from simulations whereby recruits selected breeding farms at random over the whole system ($P < 0.01$, Fig. 7). However, there was no significant difference between the observed coefficients and those obtained from simulations whereby recruits selected breeding farms based on a probability distribution that followed the frequency distribution of dispersal distances ($P \geq 0.05$, Fig. S4).

Table 3. Results of linear models assessing the relationship between the proportion of extensive cultures surrounding breeding and natal sites (within 5 or 20 km) of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019 ($n_{ID} = 190$).

	Breeding site extensive cultures within 20 km				Breeding site extensive cultures within 5 km			
Fixed effects*	Est.	SE	<i>t</i>	<i>P</i>	Est.	SE	<i>t</i>	<i>P</i>
Natal habitat	1.75	0.21	8.27	< 0.001	2.78	0.45	6.25	< 0.001
extensive cultures								
Sex (Male)	-0.44	0.43	1.02	0.31	-2.16	0.90	2.41	0.017
Median distance of farms	-0.22	0.21	1.04	0.30	-1.00	0.44	2.24	0.027
Natal habitat ext. cult. × Sex	0.82	0.42	1.93	0.055	0.91	0.92	1.00	0.33

*Numeric explanatory variables were standardized (zero mean, unit variance) and the values of the coefficients are those before the variables were dropped from the model. Sex had two levels and female was the reference. Variables in bold are significant. R^2 values for proportion of extensive cultures at 20 km and 5 km were $R^2 = 0.26$ and $R^2 = 0.20$, respectively.

Table 4. Results of generalized linear (mixed) models assessing the relationship between the local nest-box occupancy by conspecifics or House sparrows on the breeding and natal sites of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019 ($n_{ID} = 190$).

Fixed effects *	Breeding site local nest-box occupancy by conspecifics				Breeding site nest-box occupancy by House sparrows			
	Est.	SE	z	P	Est.	SE	z	P
Natal habitat characteristics	0.17	0.07	2.25	0.03	0.31	0.12	2.55	0.01
Sex (Male)	0.36	0.13	2.75	0.006	-0.31	0.22	1.38	0.18
Median distance of farms	-0.06	0.12	0.6	0.55	0.33	0.22	1.50	0.15
Natal habitat × Sex	0.13	0.13	1.02	0.31	0.27	0.19	1.38	0.18

Models for conspecific occupancy and House sparrow occupancy were mixed and fitted under a binomial distribution and logit link function.

*Numeric explanatory variables were standardized (zero mean, unit variance) and the values of the coefficients are those before the variables were dropped from the model. Sex had two levels and female was the reference. Variables in bold are significant. Conspecific occupancy: R^2 (*marginal*) = 0.02, R^2 (*conditional*) = 0.19. House sparrow occupancy: R^2 (*marginal*) = 0.01, R^2 (*conditional*) = 0.53.

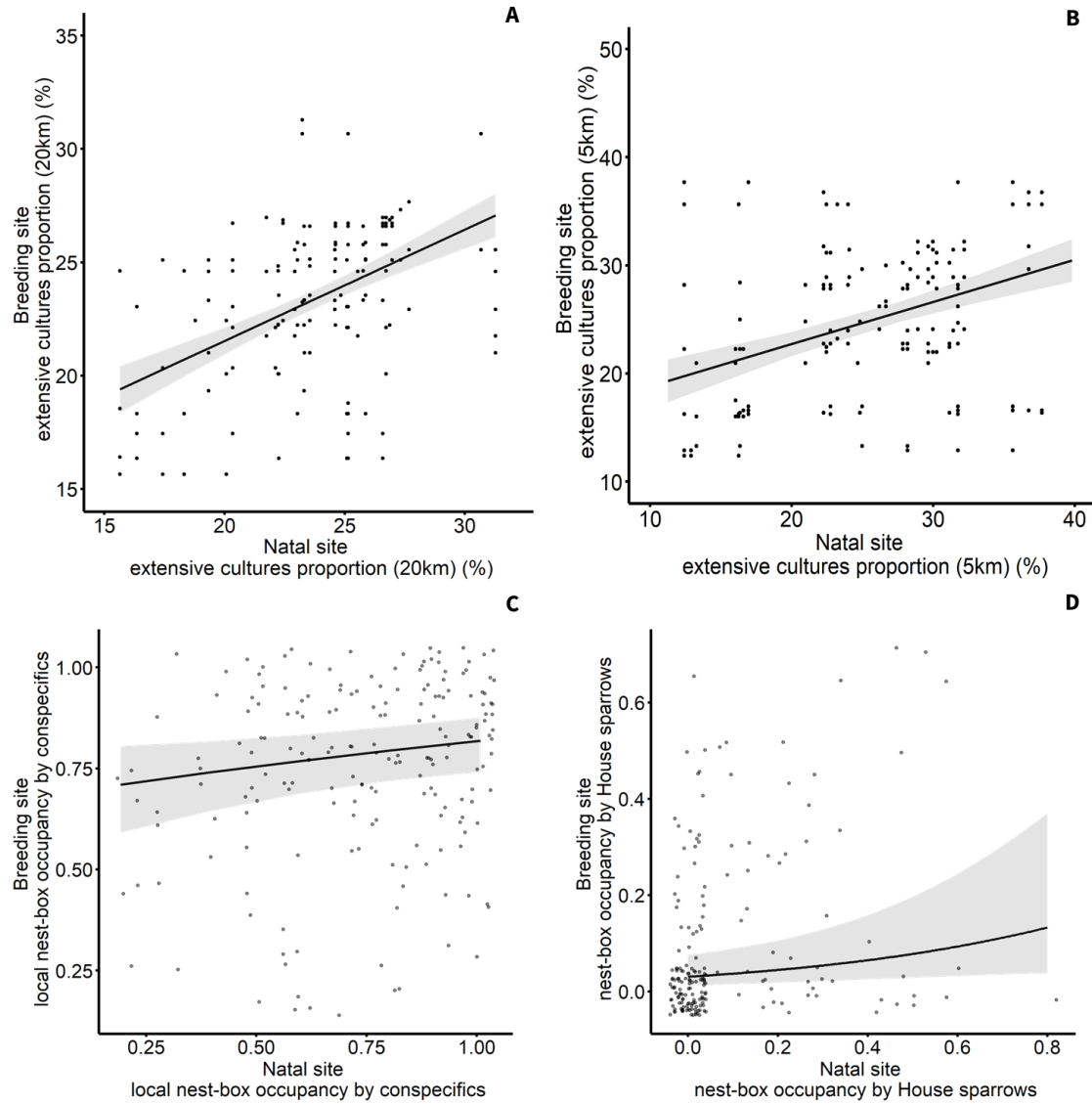


Figure 6 Relationship between natal and breeding site characteristics of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019. A) proportion of extensive cultures within 20 km. B) proportion of extensive cultures within 5 km. C) local nest-box occupancy by conspecifics. D) local nest-box occupancy by House sparrows. Lines represent predicted relationships while holding the other variables of the final models at their mean values (Table 3 and 4). Shaded bands represent 95% CIs for predicted relationships and dots observed values.

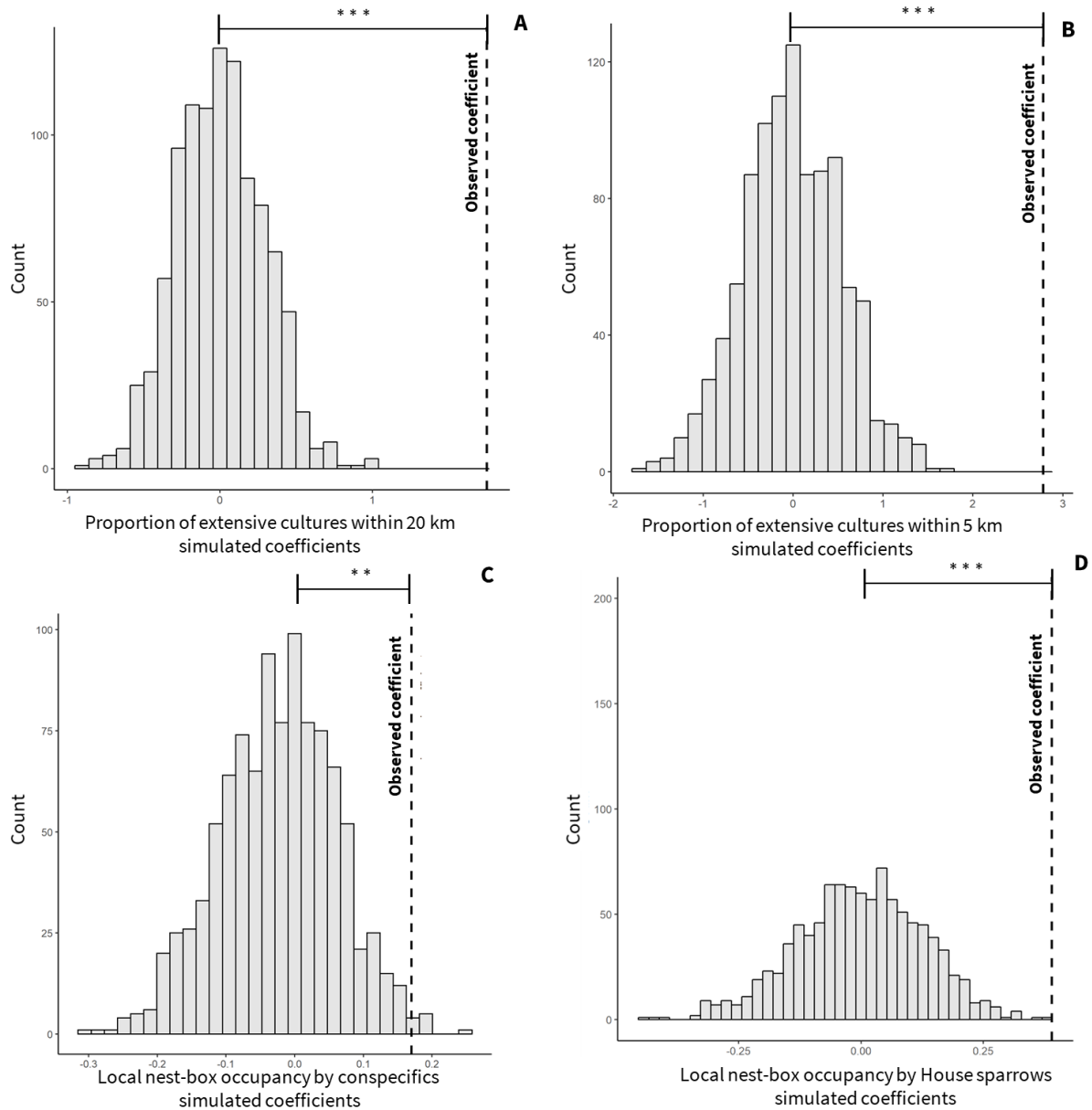


Figure 7 Comparison of the observed coefficients (slopes) of the relationships linking breeding to natal habitat characteristics of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019 (Tables 3 and 4) to coefficients obtained from simulations whereby recruits selected breeding farms at random over the whole system (histogram). A) proportion of extensive cultures within 20 km. B) proportion of extensive cultures within 5 km. C) local nest-box occupancy by conspecifics. D) local nest-box occupancy by House sparrows.

Stars indicate the significance level (**: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$) of the difference between the observed and simulated coefficients.

2.6 Discussion

We used a long-term dataset collected at both the population and individual level to study local recruitment and natal dispersal in a declining breeding population of Tree swallows. In addition to a high number of banded fledglings, our study covered multiple sites (farms) distributed over a large spatial extent encompassing a gradient of agricultural intensification, and was thus expected to vary in intrinsic habitat quality. We found that annual local recruitment was low and related to juvenile traits and ENSO. We also showed that most recruits displayed short-range natal dispersal but that factors influencing dispersal distance varied according to sex. Dispersal distances of males were positively related to the level of nest-site competition by House sparrows and negatively related to their mother's age. Dispersal distances of females were on the other hand negatively related to the regional nest-box occupancy by conspecifics close to their natal site. Finally, recruits of both sexes tended to select breeding sites that shared similar characteristics to those of their natal sites, yet this similarity was also related to the short dispersal distances of recruits. Overall, our study helps to understand the spatial dynamics of recruitment and dispersal in Tree swallows. Our results have potential implications for processes that may drive the decline of some migratory birds as well as for conservation management of breeding, stopover and overwintering areas of these species.

2.6.1. Local recruitment

The annual local recruitment rates observed in our population were low but similar to those reported in other declining Tree swallow populations ranging between 0 and 6% (Cox et al. 2018, Taylor et al. 2018, Winkler et al. 2005). Local recruitment and juvenile survival were showed to have a great sensitivity in this species (see Cox et al., 2018). Therefore, the low local recruitment observed in our study and other populations could be an important factor driving population declines in Tree swallows. Importantly, declining populations are all located in the northeastern part of the species' breeding range. Stable or increasing Tree swallow populations, on the other hand, are found in the remaining parts of their breeding range (i.e. central - western

North America) and show slightly higher recruitment rates, ranging between 5 and 12% (Shutler and Clark 2003, Berzins et al. 2020, Lombardo et al. 2020). Northeastern Tree swallow populations use the eastern migratory flyway, whereas the other populations use either the central or western migratory flyways (Knight et al. 2018). Degradation of habitat quality along the eastern migratory route may thus partly explain the geographic variation in recruitment rate. For example, perturbations at stopover sites could have a significant effect on the abundance of breeding populations due to the strong connectivity between these sites and the breeding sites (Knight et al. 2018, 2019). Interestingly, it should be noted that some central populations overwinter at the same sites than the eastern populations (Gow et al. 2019a), but unlike the latter, show no decrease in abundance (Shutler et al. 2012) and have higher local recruitment rates (Shutler and Clark, 2003). Since the first stopover sites encountered during the fall migration are used for moulting by both juveniles and adults (Stutchbury and Rohwer, 1990), potential habitat perturbations present on these sites may negatively affect the survival of individuals who will remain there for several weeks (Knight et al. 2018). In addition, more frequent and extreme perturbations on the wintering grounds likely force individuals to overwinter further south and consequently increase migration distances (Gow et al. 2019a). Such an increase in movement may carry over and affect the timing of other events throughout the life cycle (Gow et al. 2019b) and reduce the reproductive success of females (Gow et al. 2019a).

We showed that earlier fledging date and heavier fledglings were positively related to greater recruitment from a given clutch. These results support our initial predictions and previous studies (Monrós et al. 2002, Shutler et al. 2006). Juveniles with a greater fledging mass typically have a greater chance of survival and therefore a higher probability of recruitment (Cox et al., 2018; Hafner et al., 1998). Habitat quality and parental foraging effort can influence nestling mass (Monrós et al. 2002). Fledging date and mass are often related because resources are often more abundant early in the season. Therefore, producing fledglings early in the breeding season favors the production of fledglings with a higher mass (Garant et al. 2007, Berzins et al. 2020, Lombardo et al. 2020).

We also found a marginally non-significant negative effect of mean ENSO index during the fall migration. A previous study by Cox et al. 2020 also showed an effect of El Niño climate during overwintering on juvenile survival of Tree swallows (Cox et al. 2020). An El Niño period (i.e. negative ENSO indices) is associated with warmer and drier periods in northeastern North America. Insectivores may benefit from this climate as it becomes favorable for insect availability (Cox et al. 2019).

2.6.2. Natal dispersal

Local recruits did not disperse at random within the study system as their natal dispersal distances were shorter than expected given the spatial distribution of farms. Our descriptive analyses showed that 80% of recruits dispersed within a 30-km radius around their natal farm. We observed a mean distance of 12.7 ± 13.8 km (SD), and females dispersed on average over slightly longer distances (14.10 ± 13.56 km) than males (11.94 ± 14.24 km), the maximum distance of 66.81 km was however reached by a single male. Reported dispersal distances are often dependent on the extent of the study area, as larger study areas allow to detect longer movements yet reduce recapture probability. In a nest box system monitored in New York state, USA, 89% of the juveniles dispersed within 13.6 km for a maximum distance of 210 km within a study area of 502 654 km² (Winkler et al. 2005, Hosner and Winkler 2007). These distances are comparable to ours despite that our study area was 50 times smaller, suggesting that the distances we observed were not strongly determined by the size of our study area. This contrasts with the distribution of dispersal distances observed in a nest box system monitored in Saskatchewan, Canada, where distances average 0.83 ± 0.49 km within a study area of 3.85 km² (Shutler and Clark, 2003). Male recruits born on farms characterized by a high level of nest-site competition by House sparrows dispersed at greater distances. In our system, the mean annual proportion of nest boxes used by House sparrows was $17.0\% \pm 4.7\%$ (SD) between 2004 and 2019 compared to $60.5\% \pm 6.5\%$ for Tree swallows. It was previously shown in our system that a high density of House sparrows on a farm is negatively related to nest-box occupancy by Tree swallows (Robillard et al. 2013). House sparrows are residents and initiate breeding earlier than

Tree swallows, in addition to displaying aggressive behaviors that cause an asymmetric competition for nest boxes (Robillard et al. 2013). Even if they are less abundant, sparrows may thus exert a strong competitive pressure on juvenile male swallows and force them to disperse further. Male recruits could cue on the density or nest-box occupancy of competitors as a source of information, either when prospecting as a recruit and/or based on their own experience as juveniles (Doligez et al. 2002, Valone and Templeton 2002).

We also found that maternal age was related to dispersal distances of male recruits. Male recruits born from young females (SY) dispersed at greater distances than those from older females (ASY). In Western bluebirds, male dispersal is related to maternal effects as females produce more dispersive males under low food resource availability (Duckworth, 2009). However, in our system SY and ASY mothers were found in comparable habitats (mean proportion of extensive cultures within 5 km = SY: 25.25 ± 6.24 (SD) vs. ASY: 24.90 ± 6.91 , and within 20 km = SY: 23.40 ± 3.68 vs. ASY: 23.38 ± 3.37) and had similar mean sex ratios (male:female) in their broods (SY: 1.02 ± 1.13 vs. ASY: 0.99 ± 1.07). Our results may instead be explained by a lower foraging ability or motivation of young mothers due to lack of experience or lower levels of prolactin which regulates parental care behaviour (Angelier and Chastel, 2009). Such mechanisms could result in reduced food provisioning of nestlings that would in turn result in males dispersing more (Duckworth, 2009). Limited resources during nestling development can also carry over to post-fledgling life stages and reduce post-fledgling survival through reduced wing growth and body condition (Evans et al. 2020, Jones and Ward 2020). Potential maternal effects may therefore be important to consider and investigate in future dispersal studies.

For female recruits, natal dispersal distances were lower for individuals born in areas with high regional nest-box occupancy by conspecifics. Once again, this result reflects the possible prospecting conducted by juveniles after fledging (Winkler et al. 2005, Pegan et al. 2018). This may imply that regional occupation is used as a source of social information to indicate the quality of breeding sites (Doligez et al. 2003, Nocera et al. 2006). Previous studies of the effect of nest-box occupation on dispersal have showed equivocal results. Some studies described

occupation as a driving force that should increase dispersal distances, in order to avoid intraspecific competition and inbreeding (Fretwell 1969, West and Sheldon 2002, Bowler and Benton 2005, Matthysen, 2012). While other studies suggested an attraction effect of conspecifics, as a site with the presence of conspecifics with similar requirements to the individual reveals a good cue to indicate the location of resources (Muller et al. 1997, Danchin et al. 2004). The high correlation between regional occupation at the natal and breeding site is not surprising considering that the recruits return close to their natal site and that the occupation of the nest boxes on a farm is relatively stable annually. The regional occupation may be used as social information during female settlement. Compared to males, females have the opportunity to analyze information that males cannot acquire when they return. Since males are the first to arrive at the breeding sites following migration (Winkler et al. 2011), they may have to select a site as quickly as possible to minimize intra- and inter-specific competition and the costs associated with searching (Parejo et al. 2007). A previous study on Barn swallows (*Hirundo rustica*) showed the attractive effect of conspecific vocalizations on the visit of new nests (Campomizzi et al. 2019). A high regional occupation also gives females the information that other males are near their breeding nest box and is thus favourable to extra-pair mating, which occurs frequently in Tree swallows (Lessard et al. 2014, Whittingham and Dunn, 2001).

Finally, we found no effect of the relative area covered by extensive cultures surrounding natal sites on the dispersal distances of either male or female local recruits. This may not be surprising given that we showed that juveniles dispersed near their natal site and are thus likely to return to a site with similar landscape habitat composition than their natal site considering the spatial structure of our study system. Also, as recruits have no reproductive experience, it may be difficult for them to associate the effect of surrounding habitat composition with their own future reproductive success. Recruits may then need to mostly rely on what they have experienced as juveniles.

2.6.3. Natal vs breeding habitat difference

We found that recruits selected habitats similar to their natal habitat with respect to all four characteristics considered. Thus, even if sites bear characteristics associated to lower fitness, such as low conspecific occupancy, low amounts of extensive cultures or high occupancy by nest-site competitors, recruits tend to return to such sites. The positive relationship between natal and breeding sites for the proportion of extensive culture within 5 km and 20 km is less surprising given that individuals disperse at short distances from their natal sites and are thus more likely to return to similar sites with respect to these characteristics. Our results are more surprising concerning nest-box occupancy by House sparrows and conspecifics. Indeed, since House sparrows are found in more intensive environments (Robillard et al. 2013), swallows born in more intensive sites that return to these sites will once again be confronted with a greater number of nest-site competitors. It should also be noted that individuals born in sites with low conspecific occupancy tended to select sites with higher conspecific occupation (Table 4, Fig. 6). However, recruits appeared to settle at random on available sites once dispersal distance was taken into account (Fig. S4). As habitat selection depends on several physical and biological spatial scales (Wiens, 1989), individuals seem to return to their regional natal area by selecting the agricultural structure of the landscape. Then, locally they seem to select a breeding site more haphazardly, at least based on the habitat characteristics and spatial resolution considered in our analyses. Site selection could rather depend on biological factors related to the natal dispersal determinants previously shown (Wiens, 1989, Bailey and Thompson 2007). This last result highlights the importance of considering several factors at multiple scales in order to improve our analyses on the basis of species occupancy.

2.7. Conclusion

Our study highlights the dynamics of recruitment and natal dispersal in a species showing population declines within a rapidly changing environment. Our results emphasize the importance of understanding factors affecting juvenile survival during the post-fledging period, including on overwintering sites and within migratory corridors. Our study also emphasizes the importance of natal habitats for first breeding individuals. Whether a species or population is sedentary or migrates over short or long distances, it is likely advantageous for young to breed in a known location when they lack breeding experience (Newton, 2011). The spatial or organisational scale at which natal site fidelity occurs varies according to the species' life history. For instance, it may be nest-site specific like in loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) (Avens et al. 2003), nursery specific like in lemon sharks (*Negaprion brevirostris*) (Feldheim et al. 2014) or natal area specific (i.e. more regional scale) like in mountain hares (*Lepus timidus*) (Dahl and Willebrand, 2005). In any case, the quality of these areas play an important role in the ecology of species and in their population dynamics by promoting the recruitment and reproductive success of recruits over several generations.

2.8. References

- Adams, A.A.Y., Skagen, S.K., and Savidge, J.A. (2006). Modeling post-fledging survival of Lark Buntings in response to ecological and biological factors. *Ecology* 87, 178–188.
- Agriculture and Agri-food Canada (2016). Annual Crop Inventory. Retrieved online from <https://open.canada.ca/data/>.
- Altwegg, R., Dummermuth, S., Anholt, B.R., and Flatt, T. (2005). Winter weather affects asp viper *Vipera aspis* population dynamics through susceptible juveniles. *Oikos* 110, 55–66.
- Ambrosini, R., Rubolini, D., Trovò, P., Liberini, G., Bandini, M., Romano, A., Sicurella, B., Scandolara, C., Romano, M., and Saino, N. (2012). Maintenance of livestock farming may buffer population decline of the Barn Swallow *Hirundo rustica*. *Bird Conserv. Int.* 22, 411–428.
- Angelier, F., and Chastel, O. (2009). Stress, prolactin and parental investment in birds: A review. *Gen. Comp. Endocrinol.* 163, 142–148.
- Anholt, B.R. (1990). Size-Biased Dispersal Prior to Breeding in a Damselfly. *Oecologia* 83, 385–387.
- Ardia, D.R., Pérez, J.H., Chad, E.K., Voss, M.A., and Clotfelter, E.D. (2009). Temperature and life history: Experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. *J. Anim. Ecol.* 78, 4–13.
- Arlt, D., and Pärt, T. (2007). Nonideal breeding habitat selection: A mismatch between preference and fitness. *Ecology* 88, 792–801.
- Avens, L., Braun-McNeill, J., Epperly, S., and Lohmann, K.J. (2003). Site fidelity and homing behavior in juvenile loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Mar. Biol.* 143, 211–220.
- Baeta, R., Bélisle, M., and Garant, D. (2012a). Agricultural intensification exacerbates female-biased primary brood sex-ratio in tree swallows. *Landsc. Ecol.* 27, 1395–1405.

- Baeta, R., Garant, D., and Bélisle, M. (2012b). Importance of breeding season and maternal investment in studies of sex-ratio adjustment : a case study using tree swallows. *Biology letters*. 8, 401–404.
- Bailey, J.W., and Thompson, F.R. (2007). Multiscale Nest-Site Selection by Black-Capped Vireos. *J. Wildl. Manage.* 71, 828–836.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Chistensen, R.H.B., Singman, H., Dai, B., Sheipl, F., Grothendieck, G., Green, O., et al. (2019). Package “lme4”. Retrieved from <https://github.com/lme4/lme4/>.
- Benton, T.G., and Bowler, D.E. (2012). Linking dispersal to spatial dynamics. In *Dispersal Ecology and Evolution*. Edited by Jean Clobert *et al.* Oxford University Press. pp. 251–265.
- Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L., and Crick, H.Q.P. (2002). Linking agricultural practice to insect and bird populations: A historical study over three decades. *J. Appl. Ecol.* 39, 673–687.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., and Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18, 182–188.
- Berzins, L.L., Dawson, R.D., Morrissey, C.A., and Clark, R.G. (2020). The relative contribution of individual quality and changing climate as drivers of lifetime reproductive success in a short-lived avian species. *Sci. Rep.* 10, 1–12.
- Both, C., Visser, M.E., and Verboven, N. (1999). Density-dependent recruitment rates in great tits: The importance of being heavier. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 266, 465–469.
- Bourret, A., Bélisle, M., Pelletier, F., and Garant, D. (2015). Multidimensional environmental influences on timing of breeding in a tree swallow population facing climate change. *Evol. Appl.* 8, 933–944.
- Bowler, D.E., and Benton, T.G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biol. Rev.* 80, 205–225.
- Campomizzi, A., Lebrun-Southcott, Z.M., and Richardson, K. (2019). Conspecific cues encourage Barn Swallow (*Hirundo rustica erythrogaster*) prospecting, but not nesting, at new

nesting structures. *Can. Field-Naturalist* 133, 235–245.

Climate Prediction Center (2020). Monthly atmospheric and SSI index: Southern Oscillation Index (SOI). In National centers for environmental information Online.

Clutton-Brock, T.H. (1988). Reproductive success: Studies of individual variation in contrasting breeding systems. Univ. Chicago Press.

Cote, J., Bestion, E., Jacob, S., Travis, J., Legrand, D., and Baguette, M. (2017). Evolution of dispersal strategies and dispersal syndromes in fragmented landscapes. *Ecography*. 40, 56–73.

Cox, A.R., Robertson, R.J., Fedy, B.C., Rendell, W.B., and Bonier, F. (2018). Demographic drivers of local population decline in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Condor* 120, 842–851.

Cox, A.R., Robertson, R.J., Rendell, W.B., and Bonier, F. (2020). Population decline in tree swallows (*Tachycineta bicolor*) linked to climate change and inclement weather on the breeding ground. *Oecologia* 192, 713–722.

Cox, W.A., Thompson, F.R., Cox, A.S., and Faaborg, J. (2014). Post-fledging survival in passerine birds and the value of post-fledging studies to conservation. *J. Wildl. Manage.* 78, 183–193.

Dahl, F., and Willebrand, T. (2005). Natal dispersal, adult home ranges and site fidelity of mountain hares *Lepus timidus* in the boreal forest of Sweden. *Wildlife Biol.* 11, 309–317.

Danchin, E., Giraldeau, L., Valone, T.J., and Wagner, R.H. (2004). Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science* (80-.). 305, 487–491.

Doligez, B., Danchin, E., and Clobert, J. (2002). Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* 297, 1168–1170.

Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E., and Boulinier, T. (2003). When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Anim. Behav.* 66, 973–988.

- Duckworth, R. (2009). Maternal effects and range expansion : a key factor in a dynamic process ? *Biol. Evol.* *364*, 1075–1086.
- Dunn, P.K. (2017). Evaluation of Tweedie Exponential Family Models. Retrieved from <https://cran.r-project.org/web/packages/tweedie/tweedie.pdf>.
- Engen, S., Sæther, B.E., and Møller, A.P. (2001). Stochastic population dynamics and time to extinction of a declining population of barn swallows. *J. Anim. Ecol.* *70*, 789–797.
- Evans, D.R., Hobson, K.A., Kusack, J.W., Cadman, M.D., Falconer, C.M., and Mitchell, G.W. (2020). Individual condition, but not fledging phenology, carries over to affect post-fledging survival in a Neotropical migratory songbird. *Ibis (Lond. 1859)*. *162*, 331–344.
- Fahrig, L. (2007). Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Funct. Ecol.* *21*, 1003–1015.
- Feldheim, K.A., Gruber, S.H., Dibattista, J.D., Babcock, E.A., Kessel, S.T., Hendry, A.P., Pikitch, E.K., Ashley, M. V., and Chapman, D.D. (2014). Two decades of genetic profiling yields first evidence of natal philopatry and long-term fidelity to parturition sites in sharks. *Mol. Ecol.* *23*, 110–117.
- Foster, S.D., and Bravington, M. V (2013). A Poisson – Gamma model for analysis of ecological non-negative continuous data. *Environ. Ecol. Stat.* *20*, 533–552.
- Fretwell, S.D. (1969). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* *19*, 42–52.
- Gaillard, J.M., and Yoccoz, N.G. (2003). Temporal variation in survival of mammals: A case of environmental canalization? *Ecology* *84*, 3294–3306.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N., Loison, A., and To, C. (2000). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* *31*, 367–393.
- Ghilain, A., and Bélisle, M. (2008). Breeding Success of Tree Swallows Along a gradient of agricultural intensification. *Ecol. Appl.* *18*, 1140–1154.

- Goldstein, E.A., Merrick, M.J., and Koprowski, J.L. (2018). Low survival, high predation pressure present conservation challenges for an endangered endemic forest mammal. *Biol. Conserv.* 221, 67–77.
- Gow, E.A., Burke, L., Winkler, D.W., Knight, S.M., Bradley, D.W., Clark, R.G., Bélisle, M., Berzins, L.L., Blake, T., Bridge, E.S., et al. (2019a). A range-wide domino effect and resetting of the annual cycle in a migratory songbird. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 286, 20181916.
- Gow, E.A., Knight, S.M., Bradley, D.W., Clark, R.G., Winkler, D.W., Bélisle, M., Berzins, L.L., Blake, T., Bridge, E.S., Burke, L., et al. (2019b). Effects of Spring Migration Distance on Tree Swallow Reproductive Success Within and Among Flyways. *Front. Ecol. Evol.* 7, 1–10.
- Greenwood, P.J., and Harvey, P.H. (1982). The Natal and Breeding Dispersal of Birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13, 1–21.
- Greño, J.L., Belda, E.J., and Barba, E. (2008). Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. *J. Avian Biol.* 39, 41–49.
- Hallmann, C.A., Foppen, R.P.B., Van Turnhout, C.A.M., De Kroon, H., and Jongejans, E. (2014). Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature* 511, 341–343.
- Hartig, F. (2020). DHARMA Package. Retrieved from <https://cran.r-project.org/web/packages/DHARMA/index.html>.
- Heise, C.D., and Moore, F.R. (2003). Age-related differences in foraging efficiency, molt, and fat deposition of Gray Catbirds prior to autumn migration. *Condor* 105, 496–504.
- Hosner, P.A., and Winkler, D.W. (2007). Dispersal distances of Tree Swallows estimated from continent-wide and limited-area data. *J. F. Ornithol.* 78, 290–297.
- Houle, C., Pelletier, F., Bélisle, M., and Garant, D. (2020). Impacts of environmental heterogeneity on natural selection in a wild bird population. *Evolution.* 74, 1142–1154.
- Hussell, D.J.T. (1983). Age and Plumage Color in Female Tree Swallows. Wiley Behalf Assoc.

F. Ornithol. 54, 312–318.

Jones, T.M., and Ward, M.P. (2020). Pre- to post-fledging carryover effects and the adaptive significance of variation in wing development for juvenile songbirds. *J. Anim. Ecol.* 89, 2235–2245.

Knight, S.M., Bradley, D.W., Clark, R.G., Gow, E.A., Bélisle, M., Berzins, L.L., Blake, T., Bridge, E.S., Burke, L., Dawson, R.D., et al. (2018). Constructing and evaluating a continent-wide migratory songbird network across the annual cycle. *Ecol. Monogr.* 88, 445–460.

Knight, S.M., Gow, E.A., Bradley, D.W., Clark, R.G., Bélisle, M., Berzins, L.L., Blake, T., Bridge, E.S., Burke, L., Dawson, R.D., et al. (2019). Nonbreeding season movements of a migratory songbird are related to declines in resource availability. *Auk* 136, 1–13.

Lampila, S., Orell, M., Belda, E., and Koivula, K. (2006). Importance of adult survival, local recruitment and immigration in a declining boreal forest passerine, the willow tit *Parus montanus*. *Oecologia* 148, 405–413.

Lande, R., Engen, S., and Sæther, B.-E. (2003). Stochastic population dynamics in ecology and conservation. Oxford Univ. Press Demand.

Lefcheck, J.S. (2016). PIECEWISE SEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods Ecol. Evol.* 7, 573–579.

Lessard, A., Bourret, A., Bélisle, M., Pelletier, F., and Garant, D. (2014). Individual and environmental determinants of reproductive success in male tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 68, 733–742.

Lombardo, M.P., Thorpe, P.A., Otieno, S., Hawker, A., Welgarz, D., Andrews, D., and Black, A. (2020). Yearly variation in factors associated with local recruitment of Tree Swallows. 0, 1–15.

Mathias, A., Kisdi, É., and Olivieri, I. (2001). Divergent Evolution of Dispersal in a Heterogeneous Landscape. *Evolution.* 55, 246–259.

Matthysen, E. (2012). The Multiple Causes of the dispersal process: a review. In *Dispersal*

Ecology and Evolution. Edited by Jean Clobert *et al.* Oxford University Press. pp. 4–18.

Michel, N.L., Smith, A.C., Clark, R.G., Morrissey, C.A., and Hobson, K.A. (2016). Differences in spatial synchrony and interspecific concordance inform guild-level population trends for aerial insectivorous birds. *Ecography*. 39, 774–786.

Millet, A., Pelletier, F., Bélisle, M., and Garant, D. (2015). Patterns of Fluctuating Selection on Morphological and Reproductive Traits in Female Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). *Evol. Biol.* 42, 349–358.

Monrós, J.S., Belda, E.J., and Barba, E. (2002). Post-fledging survival of individual great tits: The effect of hatching date and fledging mass. *Oikos* 99, 481–488.

Muller, K.L., Stamps, J.A., Krishnan, V.V., and Willits, N.H. (1997). The effects of conspecific attraction and habitat quality on habitat selection in territorial birds (*Troglodytes aedon*). *Am. Nat.* 150, 650–661.

Müller, M., Pasinelli, G., Schiegg, K., Spaar, R., and Jenni, L. (2005). Ecological and social effects on reproduction and local recruitment in the red-backed shrike. *Oecologia* 143, 37–50.

Murphy, M.T. (2003). Avian population trends within the evolving agricultural landscape of eastern and central United States. *Auk* 120, 20–34.

Naef-Daenzer, A.B., Widmer, F., and Nuber, M. (2001). Differential Post-Fledging Survival of Great and Coal Tits in Relation to Their Condition and Fledging Date. *J. Anim. Ecol.* 70, 730–738.

Nebel, S., Mills, A., Mcracken, J.D., and Taylor, P.D. (2010). Declines of aerial insectivores in North America follow a geographic gradient. *Avian Conserv. Ecol.* 5, 1.

Newton, I. (2011). *The Migration Ecology of Birds*. (1er ed.), Elsevier Science. Netherlands.

Nichols, J.D., and Hines, J.E. (2002). Approaches for the direct estimation of λ , and demographic contributions to λ , using capture-recapture data. *J. Appl. Stat.* 29, 539–568.

Nilsson, J. (1989). Causes and Consequences of Natal Dispersal in the Marsh Tit , *Parus*

palustris. J. Anim. Ecol. 58, 619–636.

Nocera, J.J., Forbes, G.J., and Giraldeau, L.A. (2006). Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 273, 349–355.

Oro, D. (2020). Introductory Remarks on Perturbations, Cognition, Dispersal, Sociality, and Nonlinear Population Dynamics. In Perturbation, Behavioural Feedbacks, and Population Dynamics in Social Animals, pp. 5–32.

Paquet, M., Arlt, D., Knape, J., Low, M., and Pärt, T. (2018). Quantifying the links between land use and population growth rate in a declining farmland bird. Ecol. Evol. 9, 868–879.

Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J., and Gregory, R.D. (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. J. Anim. Ecol. 67, 518–536.

Parejo, D., White, J., Clobert, J., Dreiss, A., and Danchin, E. (2007). Blue tits use fledgling quantity and quality as public information in breeding site choice. Ecology 88, 2373–2382.

Pärt, T., and Doligez, B. (2003). Gathering public information for habitat selection: Prospecting birds cue on parental activity. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 270, 1809–1813.

Pegan, T.M., Craig, D.P., Gulson-castillo, E.R., Gabrielson, R.M., Kerr, W.B., Powell, S.P., Winkler, D.W., Pegan, T.M., Id, D.P.C., Gulson-castillo, E.R., et al. (2018). Solar-powered radio tags reveal patterns of post-fledging site visitation in adult and juvenile Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. PLoS One 13, e0206258.

Raja-aho, S., Eeva, T., Suorsa, P., Valkama, J., and Lehikoinen, E.S.A. (2017). Juvenile Barn Swallows *Hirundo rustica* L. from late broods start autumn migration younger, fuel less effectively and show lower return rates than juveniles from early broods. Ibis. 159, 892–901.

Robillard, A., Garant, D., and Bélisle, M. (2013). The Swallow and the Sparrow: How agricultural intensification affects abundance, nest site selection and competitive interactions. Landsc. Ecol. 28, 201–215.

Ronce, O. (2007). How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38, 231–253.

Rosenberg, K. V., Dokter, A.M., Blancher, P.J., Sauer, J.R., Smith, A.C., Smith, P.A., Stanton, J.C., Panjabi, A., Helft, L., Parr, M., et al. (2019). Decline of the North American avifauna. *Science* (80-.). 366, 120–124.

RStudio Team (2019). RStudio: Integrated Development for R. RStudio,Inc., Boston.

Sæther, B.E., and Bakke, Ø. (2000). Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81, 642–653.

Sæther, B.E., Grøtan, V., Engen, S., Coulson, T., Grant, P.R., Visser, M.E., Brommer, J.E., Grant, B.R., Gustafsson, L., Hatchwell, B.J., et al. (2016). Demographic routes to variability and regulation in bird populations. *Nat. Commun.* 7, 1–8.

Schaub, M., Reichlin, T.S., Abadi, F., Kéry, M., Jenni, L., and Arlettaz, R. (2012). The demographic drivers of local population dynamics in two rare migratory birds. *Oecologia* 168, 97–108.

Shutler, D., and Clark, R.G. (2003). Causes and Consequences of Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*) Dispersal in Saskatchewan. *Am. Ornithol. Soc.* 120, 619–631.

Shutler, D., Clark, R.G., Fehr, C., and Diamond, A.W. (2006). Time and recruitment costs as currencies in manipulation studies on the costs of reproduction. *Ecology* 87, 2938–2946.

Shutler, D., Hussell, D.J.T., Norris, D.R., Winkler, D.W., Robertson, R.J., Bonier, F., Rendell, W.B., Bélisle, M., Clark, R.G., Dawson, R.D., et al. (2012). Spatiotemporal Patterns in Nest Box Occupancy by Tree Swallows Across North America. *Avian Conserv. Ecol.* 7, 3.

Stanton, R.L., Morrissey, C.A., and Clark, R.G. (2018). Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 254, 244–254.

Studds, C.E., Kyser, T.K., and Marra, P.P. (2008). Natal dispersal driven by environmental conditions interacting across the annual cycle of a migratory songbird. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 2929–2933.

Stutchbury, B.J., and Rohwer, S. (1990). Molt patterns in the tree swallow (*Tachycineta*

bicolor). *Can. J. Zool.* 68, 1468–1472.

Sutherland, W.J. (1996). *From individual behaviour to population ecology*. New-York : Oxford University Press.

Sutherland, G.D., Harestad, A.S., Price, K., and Lertzman, K.P. (2000). Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conserv. Ecol.* 4.

Taylor, L.U., Woodworth, B.K., Sandercock, B.K., and Wheelwright, N.T. (2018). Demographic drivers of collapse in an island population of Tree Swallows. *Condor* 120, 828–841.

Valone, T.J., and Templeton, J.J. (2002). Public information for the assessment of quality: A widespread social phenomenon. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 357, 1549–1557.

Vega Rivera, J.H., McShea, W.T., Rappole, J.H., and Haas, C.A. (1999). Postbreeding Movements and Habitat Use of Adult Wood Thrushes in Northern Virginia Author. *Auk* 116, 458–466.

Wagner, D.L. (2020). Insect declines in the anthropocene. *Annu. Rev. Entomol.* 65, 457–480.

Weegman, M.D., Arnold, T.W., Dawson, R.D., Winkler, D.W., and Clark, R.G. (2017). Integrated population models reveal local weather conditions are the key drivers of population dynamics in an aerial insectivore. *Oecologia* 185, 199–130.

Weisser, W.W. (2001). The effects of predation on dispersal. In *Dispersal*, pp. 180–188.

West, S.A., and Sheldon, B.C. (2002). Constraints in the Evolution of Sex Ratio Adjustment. *Science* (80-.). 295, 1685–1689.

Whittingham, L.A., and Dunn, P.O. (2001). Survival of extrapair and within-pair young in tree swallows. *Behav. Ecol.* 12, 496–500.

Wiens, J.A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Funct. Ecol.* 3, 385–397.

Wiens, J.A. (2001). The landscape context of dispersal. In *Dispersal*, pp. 96–109.

Winkler, D.W., Wrege, P.H., Allen, P.E., Kast, T.L., Senesac, P., Wasson, M.F., and Sullivan,

P.J. (2005). The natal dispersal of tree swallows in a continuous mainland environment. *J. Anim. Ecol.* 74, 1080–1090.

Winkler, D.W., Hallinger, K.K., Ardia, D.R., Robertson, R.J., Stutchbury, B.J., and Cohen, R.R. (2011). Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). In *The Birds of North America Online*, (Cornell lab of ornithology, Ithaca, New York).

Winkler, D.W., Luo, M.K., and Rakhimberdiev, E. (2013). Temperature effects on food supply and chick mortality in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Oecologia* 173, 129–138.

Zeileis, A., Kleiber, C., and Jackman, S. (2008). Regression models for count data in R. *J. Stat. Softw.* 27, 1–25.

Zuur, A., Leno, E., Walker, N., Saveliev, A., and Smith, G.. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Sci. Bus. Media.

2.9. Supplementary material

Table S1 Results of generalized linear model of natal dispersal distance for males and females recruits of 1-year old tree swallows in southern Québec.

	Males (n_{ID} = 41)				Females (n_{ID} = 44)			
Fixed effects *	Est.	SE	<i>t</i>	<i>P</i>	Est.	SE	<i>t</i>	<i>P</i>
Recruit fledging mass	0.13	0.28	0.46	0.66	-0.08	0.17	0.43	0.66
Recruit fledging date	-0.09	0.24	0.36	0.72	0.07	0.17	0.40	0.69
Mother age (SY)	1.07	0.60	1.80	0.08	-0.45	0.44	1.03	0.28
Natal extensive cultures proportions (5km)	0.04	0.36	0.12	0.91	-0.04	0.21	0.22	0.83
Natal extensive cultures proportions (20km)	-0.24	0.25	0.97	0.33	-0.27	0.15	1.85	0.07
Natal local occupancy by conspecifics	0.12	0.30	0.42	0.66	-0.04	0.20	0.19	0.85
Natal regional occupancy by conspecifics	-0.04	0.27	0.16	0.87	-0.17	0.15	1.10	0.26
Natal occupancy by House sparrows	0.32	0.22	1.46	0.16	0.12	0.15	0.76	0.47
Median distance of farm	0.28	0.27	1.03	0.31	0.0003	0.21	0.001	1.00

*Except for the median distance of farms within 25 km of the natal farm, mother age, recruit age, fledging date and fledging mass, all fixed effects were calculated on a natal farm-year basis. Models were fitted under a Tweedie error distribution with a compound Poisson-gamma distribution $p = 1.2$. Number of individuals (n_{ID}) are included in parentheses. Numeric explanatory variables were standardized (zero mean, unit variance) and the values of the coefficients are those before the variables were dropped from the model. Mother age had two levels and after second year (ASY) was the reference. Variables in bold are significant.

We found no effect on the dispersal distances of recruits aged of only 1 year. The very small sample size limits statistical power and our ability to detect effects.

Table S2 Results of generalized linear model of natal dispersal for recruits of tree swallows in southern Québec.

	Recruits (n_{ID} = 181)			
Fixed effects*	Est.	SE	z	P
Recruit age	0.36	0.20	1.80	0.06
Recruit sex	-0.41	0.37	1.12	0.26
Recruit fledging mass	0.04	0.21	0.21	0.83
Recruit fledging date	0.12	0.23	0.51	0.61
Mother age (SY)	0.55	0.69	0.79	0.41
Natal regional occupancy by conspecifics	0.30	0.20	1.52	0.12
Natal extensive cultures proportions (5km)	-0.11	0.20	0.55	0.58
Natal extensive cultures proportions (20km)	0.20	0.24	0.82	0.41
Natal local occupancy by conspecifics	0.04	0.24	0.17	0.86
Natal occupancy by House sparrows	0.40	0.24	1.68	0.09
Median distance of farm	-0.33	0.19	1.76	0.07

*Except for the median distance of farms within 25 km of the natal farm, mother age, recruit age, fledging date and fledging mass, all fixed effects were calculated on a natal farm-year basis. Models were fitted under a binomial. Number of individuals (n_{ID}) are included in parentheses. Numeric explanatory variables were standardized (zero mean, unit variance) and the values of the coefficients are those before the variables were dropped from the model. Mother age had two levels and after second year (ASY) was the reference. Variables in bold are significant.

We considered the year of birth and the year of breeding as a random effect to control for the non-independence of observations. Male and female determinants were modeled using a GLM with a Tweedie distribution since the year of reproduction and year of birth were removed from the model following LRTs. The normality and dispersion of residuals were evaluated as well as multi-collinearity, where all variables had a VIF < 3.

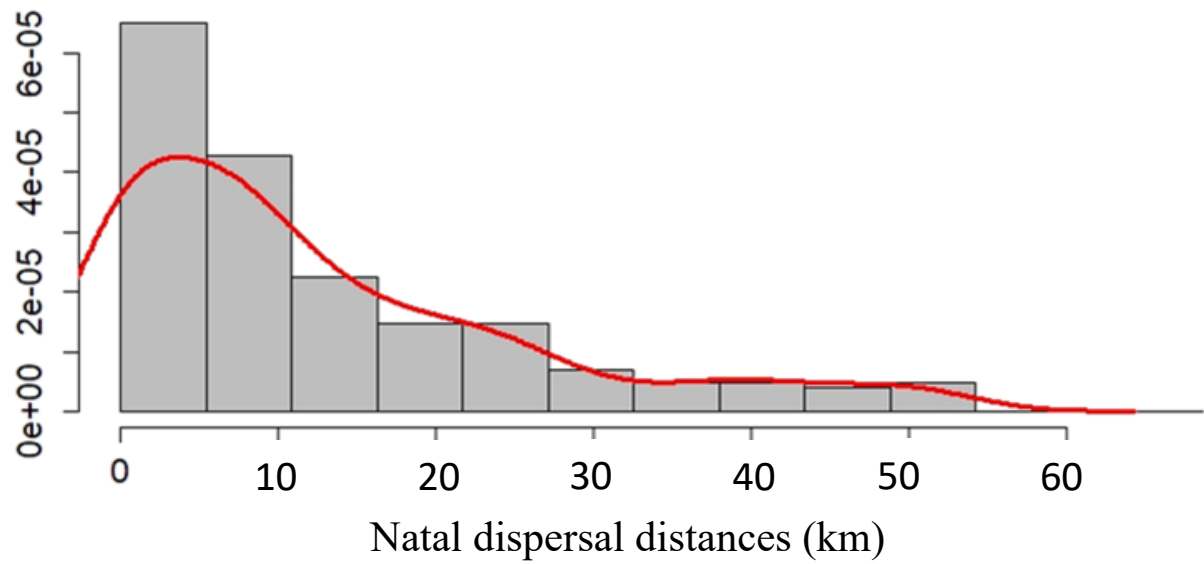


Figure S1 Histogram of the observed natal dispersal distances (km) (grey bars) and the probability curve (black line).
Density values (y axis) have been rescaled to obtain probability values summing to 1.

Habitat specific recruitment productivity

Each farm was classified as either extensive or intensive according to the highest average percentage of these two culture types around nest boxes. Site-specific recruitment productivity was estimated as:

$$Prod. recruitment = \frac{Number\ of\ recruits\ born\ on\ farm\ F\ at\ year\ t}{Number\ of\ breeders\ on\ farm\ F\ at\ year\ t} \quad (Equation\ 1.2)$$

That is, the number of fledglings produced on a given farm at year t that recruited to the studied population at year $t + n$ divided by the number of breeders on that given farm at year t (see Paquet et al. 2019). The mean annual recruitment productivity of extensive and intensive farms was then calculated using these site-specific productivity estimates.

Mean (\pm SD) annual recruitment productivity per farm was similar for intensive and extensive farms [0.033 ± 0.025 (CV = 76.78%) and 0.033 ± 0.019 (CV = 56.39%), respectively].

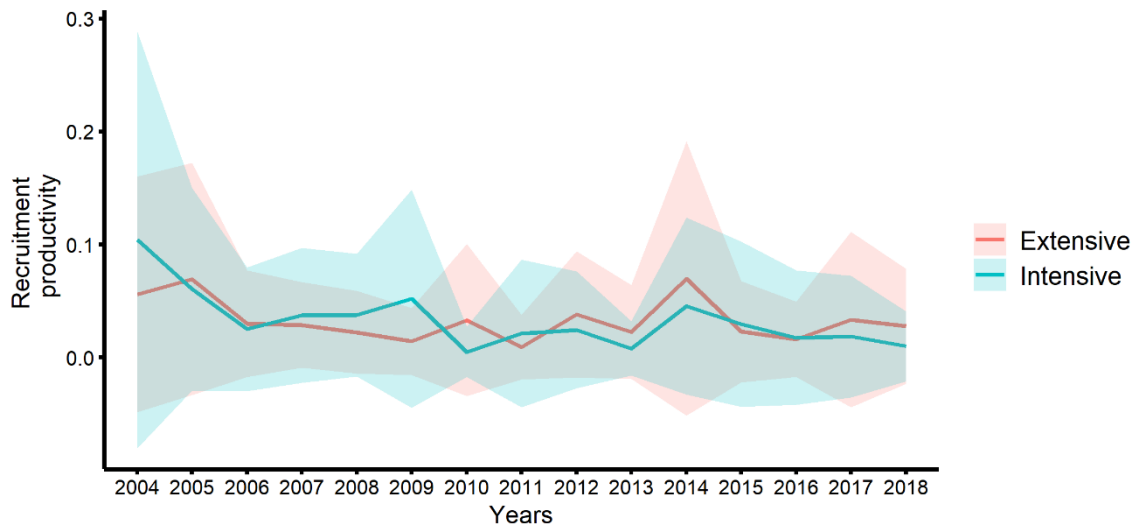


Figure S2 Mean annual recruitment productivity of extensive cultures sites (red) and intensive cultures sites (blue) across years.

The shaded bands represent the 95% CIs for mean values.

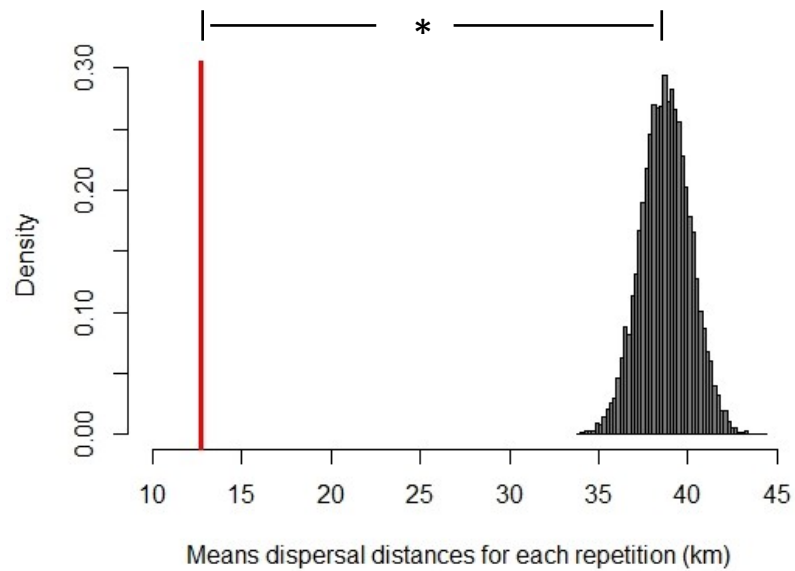


Figure S3 Means distribution of simulated dispersal distances (grey bars) and average observed in the population (red line).

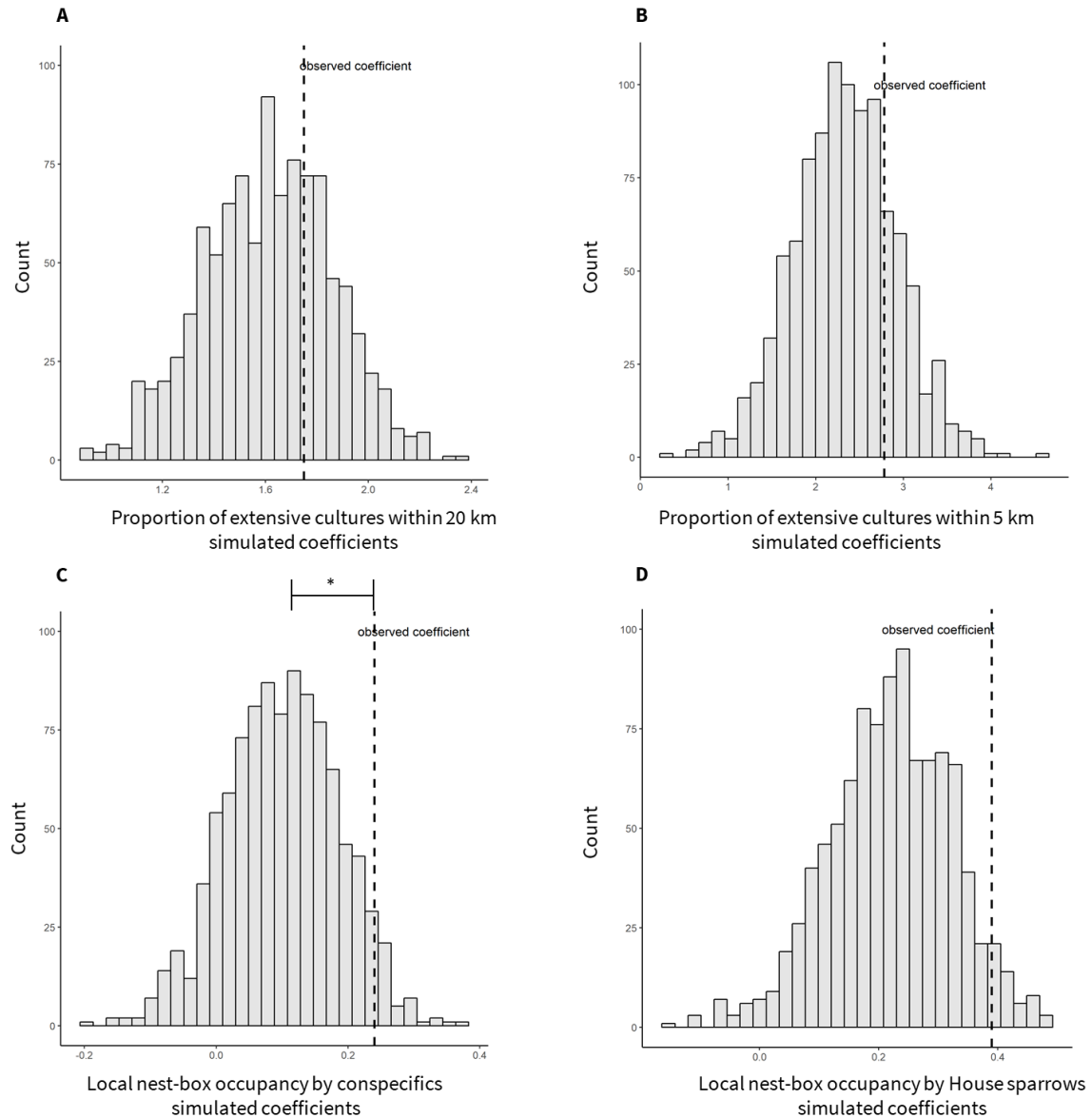


Figure S4 Comparison of the observed coefficients of the relationships linking breeding to natal habitat characteristics of Tree swallow fledglings that recruited into the study system between 2005 and 2019 (Tables 3 and 4) to coefficients obtained from simulations whereby recruits selected breeding farms from probability distances (Fig. S3). A) proportion of extensive cultures within 20 km. B) proportion of extensive cultures within 5 km. C) local nest-box occupancy by conspecifics. D) local nest-box occupancy by House sparrows.

Stars indicate the significance level ($P < 0.05$) of the difference between the observed and simulated coefficients.

CHAPITRE 3

DISCUSSION ET CONCLUSION

3.1 Retour sur les objectifs et résultats

Les études sur le recrutement local et sur la dispersion natale d'espèces migratrices sont difficiles à réaliser étant donné le faible retour des juvéniles et la difficulté à les recapturer dans les systèmes d'étude (Cox *et al.*, 2014; Pegan *et al.*, 2018; Vega Rivera *et al.*, 1999). Par ailleurs, la sensibilité élevée du recrutement local chez l'Hirondelle bicolore illustre son rôle important dans le maintien des populations de cet insectivore aérien migrateur (Cox *et al.*, 2018, 2020). Une meilleure compréhension des facteurs pouvant l'influencer est donc nécessaire afin de mieux prévenir et comprendre les déclin populationnels qui affligent cette espèce. Ainsi, le premier objectif de ce projet était d'évaluer les déterminants du recrutement local chez l'Hirondelle bicolore selon des variables environnementales et individuelles. Pour ce faire, j'ai mis en relation le taux de recrues produites par nichée à une ferme-année donnée avec la proportion de cultures extensives dans un rayon de 5 km autour du site de naissance, l'occupation des sites de naissance par des compétiteurs (Moineaux domestiques), ainsi qu'avec la masse moyenne à l'envol et la date d'envol des nichées. J'ai ajouté le sexe-ratio observé dans les nichées de naissance, de même que le nombre d'envols par ferme de naissance. Comme variable climatique j'ai considéré la moyenne des index ENSO lors des premières migrations d'hivernation et de reproduction des recrues. Les résultats de cette analyse ont montré que la masse à l'envol moyenne de la nichée était liée positivement au recrutement local, tandis que la date d'envol de la nichée était liée négativement au recrutement local.

Après avoir déterminé ce qui influence le retour des juvéniles de l'Hirondelle bicolore dans le système d'étude, je me suis intéressée à mieux comprendre leur dispersion natale. J'ai donc déterminé la relation entre des caractéristiques individuelles des recrues, telles que l'âge

maternel, la date et la masse d'envol, ainsi que des caractéristiques de leur site de naissance, telles que la proportion de cultures extensives dans un rayon de 5 km et 20 km, l'occupation locale et régionale par les congénères et l'occupation par les compétiteurs à la probabilité de dispersion. Cette première analyse n'a toutefois pas présenté des résultats probants sur les déterminants de la probabilité de dispersion, probablement du fait de la faible taille d'échantillon disponible malgré les 16 saisons de terrain ayant fourni les données (Tableau S2). Par contre, j'ai pu évaluer les variables des distances de dispersion natale. Ainsi, les mêmes déterminants que précédemment ont été mis en relation avec les distances de dispersion natales des recrues. Suite à une analyse préliminaire, j'ai trouvé que les recrues dispersaient plus près de leur site de naissance qu'ils s'étaient dispersés aléatoirement au sein de l'aire d'étude. Cette analyse montrait également que ce ne sont pas les mêmes facteurs qui influencent les distances de dispersion réalisées par les mâles et les femelles.

La troisième et dernière étape de mon projet était d'identifier quels sites de reproduction les recrues sélectionnaient à la suite de leur déplacement dans la population. Ainsi, j'ai évalué si les recrues sélectionnaient de façon aléatoire les premiers sites de reproduction similaires à leur site de naissance. Pour ce faire, j'ai mis en relation des variables environnementales caractérisant les sites de naissance, nommément la proportion de cultures extensives dans un rayon de 5 km et 20 km, l'occupation par les congénères et l'occupation par les compétiteurs, à ces mêmes caractéristiques observées aux sites de reproduction. Les valeurs de coefficients observés ont ensuite été comparées à une distribution de coefficients générés aléatoirement. Ces coefficients ont été simulés à grande échelle en utilisant l'ensemble des fermes du système ainsi qu'à plus fine échelle en se basant sur un vecteur de probabilité défini en fonction des distances de dispersion natale observées (Figure S1). Ainsi, en se basant sur la distribution des distances, une ferme plus près à une plus grande probabilité d'être sélectionnée dans la simulation. Les résultats suggèrent que les recrues sélectionnent un habitat semblable à leur habitat de naissance à grande échelle, mais qu'à plus fine échelle, la sélection du site de reproduction se fait de manière aléatoire. Ces résultats améliorent notre compréhension des mécanismes inhérents aux

déplacements des juvéniles Hirondelle bicolore durant leur première année de vie et à la sélection de leur premier site de reproduction.

3.1.1. Recrutement local

Le recrutement local dans la population à l'étude était faible et présente une corrélation de *Spearman* (r_s) élevée de 0,49 ($P > 0,05$) mais une corrélation partielle de *Spearman* (r_{s-p}) plus faible de 0,26 ($P > 0,05$) avec la taille de la population (Annexe 1 : Figure S5). Ces derniers résultats concordent avec la dynamique de population des systèmes d'étude sur l'Hirondelle bicolore de l'Est de l'Amérique du Nord (Cox *et al.*, 2018; Taylor *et al.*, 2018; Winkler *et al.*, 2005). En effet, une tendance est observée entre les taux de recrutement locaux et la tendance des populations en fonction de leur position géographique. Ainsi, les populations présentant une stabilité ou une augmentation en effectifs qui se trouvent au centre et dans l'Ouest de l'Amérique du Nord (Shutler *et al.*, 2012) présentent des taux de recrutement beaucoup plus élevés, allant à plus de 15% (Berzins *et al.*, 2020; Lombardo *et al.*, 2020; Shutler et Clark, 2003), que les populations présentant des déclin d'effectifs se trouvant dans l'Est de l'aire de reproduction de l'espèce, qui présente plutôt des taux entre 0 et 6% (Shutler *et al.*, 2012). Cette tendance met l'accent sur des perturbations potentielles sur les routes migratrices pour les populations de l'Est comparativement aux populations de l'Ouest (Knight *et al.*, 2018) et souligne l'importance du recrutement local dans la dynamique des populations de l'Hirondelle bicolore. La survie des juvéniles semble être un déterminant important sur leur retour dans les populations reproductrices l'année suivante. Malheureusement, il est difficile de connaître avec certitude les causes possibles affectant leur survie étant donnée la difficulté à suivre les juvéniles durant leur migration et sur leur site d'hivernation. Cependant, la masse et la date d'envol de même que la prédation seraient les principaux facteurs qui affecteraient fortement la survie des juvéniles au cours de leurs premières semaines d'existence (Greño *et al.*, 2008; Monrós *et al.*, 2002; Naef-Daenzer et Gruebler, 2016; Naef-daenzer *et al.*, 2001; Shutler *et al.*, 2006).

Les résultats de l'analyse du recrutement local annuel présentaient une relation importante entre le nombre de recrues provenant d'une nichée et la masse à l'envol moyenne et la date d'envol de cette nichée. Ceci confirme mes prédictions que les traits des juvéniles influencent le recrutement dans la population. Ainsi, des jeunes qui s'envolent tôt et avec une masse élevée ont une plus grande probabilité de survivre et donc de recruter dans la population l'année suivante. Ces traits peuvent dépendre de la disponibilité alimentaire, de l'effort alimentaire par les parents (Monrós *et al.*, 2002) et aussi des conditions climatiques et météorologiques durant la saison de reproduction (Ardia *et al.*, 2009). Le modèle final de cette analyse présente aussi un effet (non significatif) négatif de l'index ENSO durant la migration automnale des juvéniles sur leur retour l'année suivante dans le système. Ce résultat concorde avec ce qui a déjà été montré chez une autre population de cette espèce en Ontario (voir Cox *et al.*, 2020). Cette étude montre que l'index ENSO durant la période hivernale a une influence négative sur la survie des juvéniles. Ainsi, des conditions climatiques plus chaudes et sèches seraient favorables à la survie. Cependant, les changements climatiques prédisent une augmentation de la variabilité des températures avec des vagues de chaleur et de froids ainsi qu'une augmentation des précipitations (Kunkel *et al.*, 2013). Des saisons avec des vagues de froid et de fortes précipitations risquent d'affecter de manière importante le succès d'envol (Garrett *et al.*, non publié) et la disponibilité en nourriture (Cox *et al.*, 2019). Sachant que le succès d'envol présente une corrélation élevée sur le recrutement local ($r_s = 0,55$, $P < 0,05$) et sur la taille de la population ($r_s = 0,67$, $P < 0,05$) (Annexe 1 : Figure S5), cette pression climatique supplémentaire risque d'avoir des conséquences importantes sur la dynamique de population de l'Hirondelle bicolore.

3.1.2 Dispersion natale

Les analyses descriptives suggèrent que les recrues dispersent non aléatoirement et à de faibles distances de leur site natal. Au niveau individuel, les résultats montrent que les caractéristiques des sites de naissance peuvent influencer les distances de dispersion parcourues par les recrues. Les analyses ont été complétées séparément pour les mâles et les femelles. Ces analyses ont identifié différents déterminants des distances de dispersion. Les déterminants des distances de

dispersion pour les mâles et pour les femelles seront donc discutés séparément dans les deux prochaines sections.

3.1.2.1. Mâles

Les recrues mâles provenant d'un site avec une forte occupation par des compétiteurs pour les sites de nidification, c.-à.-d. de Moineau domestique se dispersent sur de plus grandes distances. La compétition entre le Moineau domestique et l'Hirondelle bicolore engendre des interactions agonistiques intenses entre ces espèces et est peu favorable au succès de reproduction de l'Hirondelle bicolore (Robillard *et al.*, 2013). L'occupation d'un site par des compétiteurs peut être une source d'information utilisée par les juvéniles suite à leur envol. Cette information peut être acquise durant la prospection des juvéniles via l'observation d'individus ou de leurs interactions ou encore, via leur propre expérience d'interactions (Doligez *et al.*, 2002; Valone et Templeton, 2002).

Un autre facteur qui ressort dans mes résultats est l'effet de l'âge maternel. Les mâles provenant de jeunes mères (SY) dispersent sur de plus grandes distances que les mâles provenant de mères plus âgées (ASY). Les jeunes mères ont possiblement des capacités de recherche alimentaire moins développées vu leur manque d'expérience (Angelier et Chastel, 2009). Les oisillons de ces mères reçoivent peut-être ainsi moins de ressources avec pour effet de développer un comportement plus agressif et dispersif chez ces derniers (Angelier et Chastel, 2009; Duckworth, 2009). Une autre explication possible est l'effet de la sénescence maternelle sur les distances de dispersion de sa progéniture. Par exemple, une étude sur une espèce de lézards réalisée par Ronce *et al.* (1998) montre que les mères plus âgées produisent des jeunes (dans ce cas-ci des femelles) avec une dispersion natale moins élevée, augmentant ainsi leur probabilité de recrutement dans la population. Cette stratégie maternelle peut être considérée comme un investissement terminal local dans la reproduction. Puisque la probabilité de survie diminue avec l'âge, les mères auraient avantage à produire des jeunes avec un phénotype moins « disperseur » afin de favoriser leur retour dans la population (Ronce *et al.*, 1998).

3.1.2.2. Femelles

Chez les recrues femelles, les distances de dispersion étaient plus élevées pour les recrues femelles nées sur des sites avec une occupation de congénères régionale faibles. Ainsi, plus il y avait de nichoirs occupés dans un rayon de 25 km de la ferme de naissance, plus les distances de dispersion natale étaient faibles. Ces résultats suggèrent que la densité régionale servirait d'information sociale aux jeunes femelles durant leur phase de prospection (Pegan *et al.*, 2018) et génèrerait une préférence pour les habitats avec une forte présence de congénère (Doligez *et al.*, 2003; Muller *et al.*, 1997; Nocera *et al.*, 2006; Parejo *et al.*, 2007). Pour les individus naïfs (c.-à-d. plus jeunes et moins expérimentés), la présence des congénères est avantageuse pour faciliter la défense du territoire, pour se protéger des prédateurs et pour les opportunités d'accouplement (Muller *et al.*, 1997; Stamps, 1988). Chez l'Hirondelle bicolor, la présence de congénères est considérée comme un indice de qualité d'habitat pouvant favoriser les femelles à pondre plus tôt dans la saison (voir Bourret *et al.*, 2015) et par conséquent, optimiser leur futur succès reproducteur (Garant *et al.*, 2007a). Mes résultats suggèrent donc que l'attraction des congénères pourrait être utilisée comme source d'information sociale publique dans l'optique de sélectionner un premier site de reproduction chez les juvéniles.

3.1.3. Familiarité entre l'habitat de naissance et l'habitat de reproduction

La définition d'un habitat est encore ambiguë aujourd'hui et présente une grande variété de définitions. En se basant sur plusieurs définitions de la littérature, Hall *et al.* (1997) définissent l'habitat comme étant les ressources et les conditions présentes dans une aire qui favorise l'occupation, la survie et la reproduction d'un individu. En se basant sur cette définition et sur les résultats obtenus, la sélection d'habitat des premiers sites de reproduction des recrues semble s'opérer à de multiples échelles (Hutto, 1985; Wiens, 1989). La ressemblance significative entre les sites de naissance et les sites de reproduction suggère une sélection non aléatoire des habitats et ce, pour l'ensemble des variables étudiées. Cette sélection non aléatoire, couplée aux faibles distances de dispersion natale, suggère un processus de sélection par préférence d'habitat de

naissance (Immelmann, 1975) : les juvéniles retournent vers des habitats qu'ils leur sont familiers et envers lesquels ils ont développé une préférence et un phénotype dépendant des conditions présentes dans leur habitat de naissance.

Cependant, le système d'étude présente de l'autocorrélation spatiale. En effet, les fermes plus près les unes des autres ont une plus grande probabilité de se ressembler au niveau de la proportion de culture extensive et la densité de Moineau domestique (Robillard *et al.*, 2013). Ainsi, comme les recrues dispersent faiblement, la probabilité de les retrouver dans des habitats semblables est élevée. La sélection des sites à plus fine échelle semble donc plutôt dépendre des facteurs de dispersion sociaux publics discutés précédemment. À ce titre, l'effet de l'occupation par les Moineau domestique sur les distances de dispersion natale ne semble donc pas permettre aux recrues de se déplacer vers des sites à occupation moindre. En effet, étant donnée l'autocorrélation spatiale entre les sites et les faibles distances de dispersion, les recrues provenant d'un site présentant une forte occupation par ces compétiteurs ont plus de chance de se retrouver dans ce même type de site malgré leur dispersion. Ceci est contraire à l'effet de l'occupation des congénères qui semble influencer les déplacements des recrues et la sélection non-aléatoire des sites de reproduction vers une plus forte occupation (voir l'ordonnée à l'origine de la relation entre l'occupation au site natal et de reproduction, Figure 6C). Mis à part ces facteurs de dispersion, d'autres caractéristiques locales de la structure physique du paysage sont susceptibles d'influencer la sélection des fermes à plus fines échelles, tel le pourcentage de couvert forestier près des nichoirs qui influence la préférence de sélection des nichoirs chez les adultes (voir Courtois 2020).

3.2. Limites du projet et perspectives futures

3.2.1 Limites

Les études comportementales des populations sauvages sont très avantageuses et nécessaires pour comprendre les mécanismes évolutifs qui créent les variabilités que nous observons chez

les individus d'une même population (Benton et Bowler, 2012). Ces études nous permettent en effet d'évaluer l'effet de plusieurs facteurs naturels et les causes potentielles pouvant affecter les comportements. À ce titre, les études longitudinales et à grandes échelles spatiales sont également précieuses, car elles permettent d'étudier les interactions entre les comportements et des processus écologiques relativement lents ou qui présentent une grande variabilité spatio-temporelle (Franklin, 1989). Ce type d'études comporte toutefois son lot de limites et de défis. Les individus d'une population sauvage ne se retrouvent pas dans un espace bien circonscrit tel que défini par les systèmes d'étude. Ainsi, même si un grand système d'étude permet d'intégrer plus d'individus et de recouper une plus grande diversité environnementale, il devient impossible de suivre et de recapturer la totalité des individus exploitant l'aire d'étude (Cooper *et al.*, 2008). Ceci devient encore plus difficile pour des espèces aviaires et migratrices étant donné leur grande capacité de déplacement (Paradis, 1998; Weatherhead et Forbes, 1994). Dans le cadre de mon projet, il est inévitable que certains juvéniles soient revenus dans la population, mais ont niché à l'extérieur de l'aire d'étude ou dans des cavités naturelles. De plus, considérant les faibles distances de dispersion natale, il est probable que les recrues recapturées à plus d'un an d'âge sont probablement revenues au sein de la population au cours de saisons précédant leur détection, et ce en tant qu'individus satellites (Kempnaers *et al.*, 2001) ou nichant à l'extérieur des nichoirs du système.

L'étude du recrutement local chez cette espèce, et chez une majorité d'espèces aviaires migratrices, demande des études à long terme afin d'acquérir une taille d'échantillon statistiquement acceptable. Ma taille d'échantillon reste effectivement faible si on la compare au nombre d'oisillons qui se sont envolés du système depuis 2004 (191 recrues locales pour un total de 11 478 envolés). Cependant, les tailles d'échantillon utilisées pour les analyses sont statistiquement viables avec 1703 observations (nichée totale) pour l'analyse du recrutement local et 181 individus pour les analyses de dispersion natale. Les modèles finaux de ces analyses ne présentent aussi aucune sur-dispersion, aucune inflation de 0, des valeurs élevées de R^2 et des puissances statistiques près de 1. Ainsi, les probabilités de faire des erreurs statistiques de type I ou II sont relativement faibles.

Connaître les causes exactes de la survie post-envol des juvéniles demeure un défi chez les espèces aviaires et migratrices qui exploitent plusieurs régions géographiques durant leur cycle de vie (Cox *et al.*, 2014). Un premier défi est de connaître les trajectoires migratrices des populations, les sites d'arrêt et les sites d'hivernation, de même que leur connectivité. Chez l'Hirondelle bicolore, les études se font de plus en plus concluantes et nous sommes en mesure aujourd'hui de bien connaître ces régions (Knight *et al.*, 2018). Les sites d'arrêts et d'hivernation semblent d'ailleurs être critiques pour l'espèce (Gow *et al.*, 2019a). Cependant, les caractéristiques environnementales et les menaces potentiellement présentes sur ces différents sites ou corridors migratoires restent difficiles à évaluer (Cox *et al.*, 2018). Bien comprendre l'exploitation des ressources par les individus et leur comportement de dispersion à l'intérieur des différentes parcelles reste donc encore un défi.

3.2.2. Perspectives

Cette étude nous a permis de mieux comprendre les déterminants qui affectent le recrutement chez l'Hirondelle bicolore ainsi que ses comportements de dispersion natale à l'intérieur de notre système d'étude. Une étude englobant l'ensemble des systèmes d'étude à long terme sur cette espèce en Amérique du Nord serait intéressante à réaliser afin d'évaluer les déterminants de ces processus pour différentes populations qui évoluent dans des environnements contrastés. De plus, pour mieux comprendre et connaître le déplacement des individus, il serait important d'augmenter le nombre d'études utilisant des géo-localiseurs ou des balises GPS dans le futur lorsque cette technologie sera plus adaptée aux petits passereaux et financièrement accessible. À ce jour, cette technologie a permis de trouver des résultats concluants sur les corridors migratoires de cette espèce (Gow *et al.*, 2019b; Knight *et al.*, 2018), sur les périodes passées aux sites de reproduction, d'arrêt et d'hivernage (Gow *et al.* 2019a), sur la sélection d'habitat de reproduction (Elgin *et al.*, 2020) et sur les comportements de prospections (Pegan *et al.*, 2018). Cependant, en plus d'être coûteux, les géo-localiseurs et les balises GPS sont parfois défectueux ou tout simplement jamais retrouvés. De plus, pour certaines espèces, leur faible taille corporelle ne permet pas l'utilisation de ces technologies et nécessite une approche plus

conventionnelle de capture-marquage-recapture tel que le baguage. Pour étudier la survie des juvéniles, le baguage est toutefois fortement limité puisqu'il ne permet pas de différencier s'il y a eu émigration ou mortalité (McKim-Louder *et al.*, 2013). Les résultats de ma recherche renforcent toutefois l'idée qu'il est nécessaire d'approfondir nos connaissances sur les habitats exploités par les juvéniles durant leur première année de vie et leurs déplacements. Des études seront aussi nécessaires au niveau des sites d'hivernation des différentes populations afin de mieux connaître les menaces présentes de même qu'à l'intérieur des corridors migratoires (Spiller et Dettmers, 2019). Il est fort probable que les menaces en lien avec l'intensification agricole à l'intérieur de ces aires s'ajoutent à celles présentes sur les sites de reproduction et nuisent à la survie des juvéniles.

Les résultats de ce projet mettent l'emphasis sur la nécessité de mettre en place une gestion des aires de reproduction favorable au succès reproducteur des individus. Les pratiques agricoles intensives affectent et continueront d'affecter la démographie des populations des oiseaux champêtres et leurs comportements de dispersion (Benton *et al.*, 2003). Les cultures intensives ne favorisant pas le succès d'envol des oisillons diminuent le nombre d'envolés et conséquemment, les probabilités de recrutement. De plus, l'homogénéisation du paysage peut augmenter la probabilité que des individus dispersent vers des parcelles de moins bonnes qualités (Benton *et al.*, 2003). Ce changement de paysage radical est passible de faire évoluer les comportements de dispersion des oiseaux champêtres, dont de nombreux insectivores aériens comme l'Hirondelle bicolor, afin qu'ils détectent des parcelles favorables sur de plus grandes distances (Fahrig, 2007; Stanton *et al.*, 2018). Par contre, si ce changement continue de se faire aussi rapidement, les individus n'auront pas le temps de s'y adapter et auront de la difficulté à détecter et évaluer les parcelles d'habitat favorables. Une augmentation du temps de recherche de parcelles d'habitat favorables pourrait avoir comme conséquence d'augmenter la mortalité des individus et diminuer la taille des nichées (Baguette *et al.*, 2012). Ainsi, la mise en place et le maintien d'habitats agricoles hétérogènes avec la présence de friches, de pâturages et de prairies sont primordiaux pour favoriser le succès reproducteur et diminuer la compétition interspécifique (Benton *et al.*, 2003; Ghilain et Bélisle 2008; Robillard *et al.*, 2013). Le retour

vers une agriculture plus ancestrale permettrait l'utilisation de moins de pesticides et de machinerie lourde tout en favorisant un territoire riche en ressources (Benton *et al.*, 2003; Fischer *et al.*, 2008; Colin *et al.*, 2020; Goulson, 2020). Ainsi, les oisillons nés sur ces sites reviendraient vers ces derniers pour s'y reproduire et optimiseront par le fait même leur succès reproducteur de leur première reproduction. Ces sites favoriseraient aussi le succès d'envol et augmenteraient ainsi la probabilité de recrutement sur plusieurs générations.

3.3. Conclusion

Cette étude aura permis de mieux comprendre le rôle du recrutement local et les comportements de dispersion natale chez une population d'Hirondelle bicolore en milieu agricole. Les résultats mettent l'emphasis sur l'importance du recrutement local dans la dynamique de population, et ce pour l'ensemble des populations à l'étude en Amérique du Nord. Le faible retour des juvéniles sur un grand nombre d'oisillons envolé dans la population montre que la majorité de la mortalité se produit suite de l'envol. Par contre, les causes potentielles de mortalité et le moment dans le cycle de vie que celles-ci agissent restent à approfondir. Les faibles distances de dispersion observées chez les recrues et la sélection non-aléatoire des premiers sites de reproduction suggèrent que les recrues préfèrent nicher dans des habitats familiers. Ceci renforce l'idée d'augmenter les efforts de gestion au niveau des aires de reproduction afin de favoriser le succès reproducteur des recrues pour les maintenir dans les populations. Somme toute, ce projet a permis d'améliorer nos connaissances sur les mécanismes qui régulent la dynamique spatiale d'une espèce migratrice présentant des déclin régionaux.

ANNEXE 1

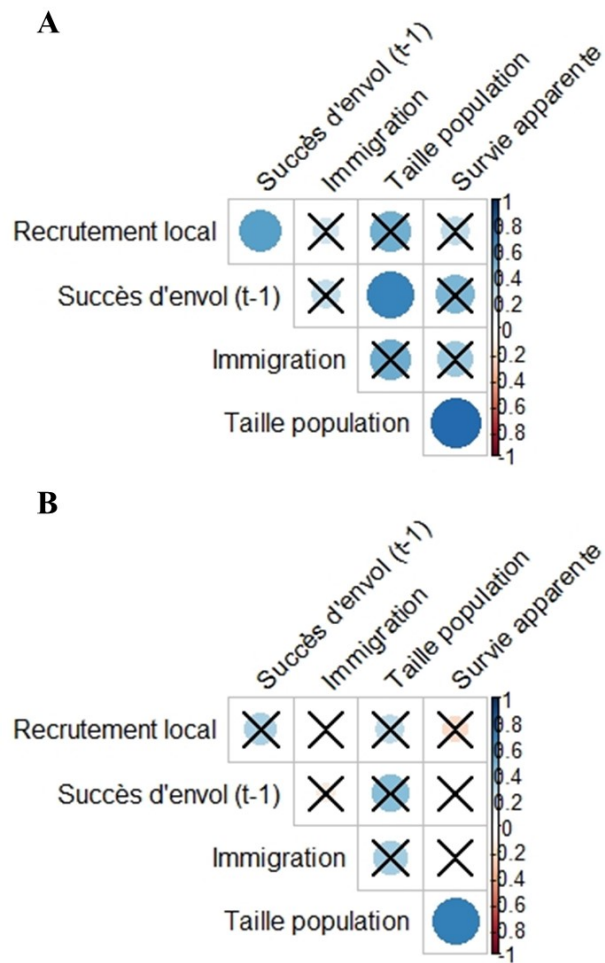


Figure S5 Structure des A) corrélations et B) corrélations partielles de *Spearman* des taux vitaux annuels pour la population à l'étude d'Hirondelle bicolore.

Des cercles plus larges indiquent des plus fortes corrélations. Les X sur les cercles indiquent une corrélation non-significative pour un seuil $\alpha = 0.05$.

BIBLIOGRAPHIE

- Adams, A.A.Y., Skagen, S.K., and Savidge, J.A. (2006). Modeling post-fledging survival of Lark Buntings in response to ecological and biological factors. *Ecology* 87, 178–188.
- Angelier, F., and Chastel, O. (2009). Stress, prolactin and parental investment in birds: A review. *Gen. Comp. Endocrinol.* 163, 142–148.
- Angelier, F., Weimerskirch, H., Dano, S., and Chastel, O. (2007). Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: A hormonal perspective. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 611–621.
- Anholt, B.R. (1990). Size-Biased Dispersal Prior to Breeding in a Damselfly. *Oecologia* 83, 385–387.
- Ardia, D.R., Pérez, J.H., Chad, E.K., Voss, M.A., and Clotfelter, E.D. (2009). Temperature and life history: Experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. *J. Anim. Ecol.* 78, 4–13.
- Arlt, D., and Pärt, T. (2007). Nonideal breeding habitat selection: A mismatch between preference and fitness. *Ecology* 88, 792–801.
- Baeta, R., Bélisle, M., and Garant, D. (2012a). Agricultural intensification exacerbates female-biased primary brood sex-ratio in tree swallows. *Landsc. Ecol.* 27, 1395–1405.
- Baeta, R., Garant, D., and Bélisle, M. (2012b). Importance of breeding season and maternal investment in studies of sex-ratio adjustment : a case study using tree swallows. *Biology letters.* 8, 401–404.
- Baguette, M., Legrand, D., Freville, H., Van Dyck, H., and Ducatez, S. (2012). Evolutionary ecology of dispersal in fragmented landscape. *Dispersal Ecol. Evol.* 381–391.
- Bailey, J.W., and Thompson, F.R. (2007). Multiscale Nest-Site Selection by Black-Capped Vireos. *J. Wildl. Manage.* 71, 828–836.
- Belthoff, J.R., and Dufty, A.M.J. (1969). Corticosterone, body condition and locomotor activity: a model for dispersal. *Anim. Beha.* 55, 405–415.
- Benard, M.F., and McCauley, S.J. (2008). Integrating across Life-History Stages: Consequences of Natal Habitat Effects on Dispersal. *Am. Nat.* 171, 553–567.
- Benton, T.G., and Bowler, D.E. (2012). Linking dispersal to spatial dynamics. In *Dispersal Ecology and Evolution*. Edited by Jean Clobert *et al.* Oxford University Press. pp. 251–265.

- Benton, T.G., Vickery, J.A., and Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* *18*, 182–188.
- Bernstein, C., Kacelnik, A., and Krebs, J.R. (1991). Individual Decisions and the Distribution of Predators in a Patchy Environment. II. The Influence of Travel Costs and Structure of the Environment. *Br. Ecol. Soc.* *60*, 205–225.
- Berzins, L.L., Dawson, R.D., Morrissey, C.A., and Clark, R.G. (2020). The relative contribution of individual quality and changing climate as drivers of lifetime reproductive success in a short-lived avian species. *Sci. Rep.* *10*, 1–12.
- Boulinier, T., and Danchin, E. (1997). The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evol. Ecol.* *11*, 505–517.
- Boulinier, T., McCoy, K.D., and Sorci, G. (2001). Dispersal and parasitism. In *Dispersal*, pp. 169–179.
- Bourret, A., Bélisle, M., Pelletier, F., and Garant, D. (2015). Multidimensional environmental influences on timing of breeding in a tree swallow population facing climate change. *Evol. Appl.* *8*, 933–944.
- Bowler, D.E., and Benton, T.G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biol. Rev.* *80*, 205–225.
- Brown, C.R., and Brown, M.B. (1992). Ectoparasitism as a Cause of Natal Dispersal in Cliff Swallows. *Ecology* *73*, 1718–1723.
- Brown, C.R., Brown, M.B., and Danchin, E. (2000). Breeding habitat selection in cliff swallows: The effect of conspecific reproductive success on colony choice. *J. Anim. Ecol.* *69*, 133–142.
- Cadiou, B., Monnat, J., and Danchin, E. (1994). Prospecting in the kittiwake, *Rissa tridactyla*: different behavioural patterns and the role of squatting in recruitment. *Anim. Behav.* *47*, 847–856.
- Clobert, J., Le Galliard, J.F., Cote, J., Meylan, S., and Massot, M. (2009). Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol. Lett.* *12*, 197–209.
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G., and Bullock, J. (2012). *Dispersal Ecology and Evolution*. United Kingdom : Oxford University Press
- Clutton-Brock, T.H. (1988). *Reproductive success: Studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Chicago and London : University of Chicago Press.
- Colin, T., Monchanin, C., Lihoreau, M., and Barron, A.B. (2020). Pesticide dosing must be guided by ecological principles. *Nat. Ecol. Evol.* *4*, 1575–1577.

- Cooper, C.B., Daniels, S.J., and Walters, J.R. (2008). Can we improve estimates of juvenile dispersal distance and survival? *Ecology* 89, 3349–3361.
- Cote, J., Clobert, J., and Fitze, P.S. (2007). Mother-offspring competition promotes colonization success. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 9703–9708.
- Cote, J., Bestion, E., Jacob, S., Travis, J., Legrand, D., and Baguette, M. (2017). Evolution of dispersal strategies and dispersal syndromes in fragmented landscapes. *Ecography (Cop.)*. 40, 56–73.
- Courtois, È. (2020). Sélection du nichoir chez l’Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) en milieux agricoles : Une trappe écologique? [mémoire de maîtrise, Université de Sherbrooke, Canada]. Savoir. <http://hdl.handle.net/11143/17325>
- Cox, A.R., Robertson, R.J., Fedy, B.C., Rendell, W.B., and Bonier, F. (2018). Demographic drivers of local population decline in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Condor* 120, 842–851.
- Cox, A.R., Robertson, R.J., Lendvai, Z., and Everitt, K. (2019). Rainy springs linked to poor nestling growth in a declining avian aerial insectivore (*Tachycineta bicolor*).
- Cox, A.R., Robertson, R.J., Rendell, W.B., and Bonier, F. (2020). Population decline in tree swallows (*Tachycineta bicolor*) linked to climate change and inclement weather on the breeding ground. *Oecologia* 192, 713–722.
- Cox, W.A., Thompson, F.R., Cox, A.S., and Faaborg, J. (2014). Post-fledging survival in passerine birds and the value of post-fledging studies to conservation. *J. Wildl. Manage.* 78, 183–193.
- Danchin, E., Giraldeau, L., Valone, T.J., and Wagner, R.H. (2004). Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science* (80-.). 305, 487–491.
- Danchin, É., Heg, D., and Doligez, B. (2001). Public information and breeding habitat selection. In *Dispersal*, pp. 243–258.
- Danchin, É., Giraldeau, L.-A., and Cézilly, F. (2005). *Écologie comportementale: Cours et questions de réflexion*. Paris : Dunod
- Daniel, O., and Pradel, R. (2000). Determinants of local recruitment in a growing colony of Audouin’s gull. *J. Anim. Ecol.* 69, 119–132.
- Davis, J.M., and Stamps, J.A. (2004). The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends Ecol. Evol.* 19, 411–416.
- Delattre, T., Baguette, M., Burel, F., Stevens, V.M., Quénol, H., and Vernon, P. (2013). Interactive effects of landscape and weather on dispersal. *Oikos* 122, 1576–1585.

- Doligez, B., Danchin, E., and Clobert, J. (2002). Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* 297, 1168–1170.
- Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E., and Boulinier, T. (2003). When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Anim. Behav.* 66, 973–988.
- Duckworth, R. (2009). Maternal effects and range expansion: a key factor in a dynamic process? *Biol. Evol.* 364, 1075–1086.
- Duckworth, R.A., and Badyaev, A. V. (2007). Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 15017–15022.
- Dunn, P.O., and Whittingham, L.A. (2005). Radio-tracking of female Tree Swallows prior to egg-laying. *J. F. Ornithol.* 76, 259–263.
- Dunn, P.O., Whittingham, L.A., Lifjeld, J.T., Robertson, R.J., and Boag, P.T. (1994). Effects of Breeding Density, Synchrony, and Experience on Extrapair Paternity in Tree Swallows. *Behav. Ecol.* 5, 123–129.
- Edelaar, P., Siepielski, A.M., and Clobert, J. (2008). Matching habitat choice causes directed gene flow: A neglected dimension in evolution and ecology. *Evolution.* 62, 2462–2472.
- Elgin, A.S., Clark, R.G., and Morrissey, C.A. (2020). Tree Swallow selection for wetlands in agricultural landscapes predicted by central-place foraging theory. *Condor* 122, duaa039.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487–515.
- Fahrig, L. (2007). Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Funct. Ecol.* 21, 1003–1015.
- Fischer, J., Brosi, B., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Goldman, R., Goldstein, J., Lindenmayer, D.B., Manning, A.D., Mooney, H.A., Pejchar, L., et al. (2008). Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming? *Front. Ecol. Environ.* 6, 380–385.
- Franklin, J.F. (1989). Importance and Justification of Long-Term Studies in Ecology. *Long-Term Stud. Ecol.* 3–19.
- Fretwell, S.D. (1969). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* 19, 42–52.
- Gaillard, J.M., and Yoccoz, N.G. (2003). Temporal variation in survival of mammals: A case of environmental canalization? *Ecology* 84, 3294–3306.

- Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., and Yoccoz, N.G. (1998). Population dynamics of large herbivores: Variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol. Evol.* *13*, 58–63.
- Garant, D., Kruuk, L.E.B., McCleery, R.H., and Sheldon, B.C. (2007a). The effects of environmental heterogeneity on multivariate selection on reproductive traits in female great tits. *Evolution*. *61*, 1546–1559.
- Garant, D., Forde, S.E., and Hendry, A.P. (2007b). The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation. *Funct. Ecol.* *21*, 434–443.
- Gentes, M.L., Whitworth, T.L., Waldner, C., Fenton, H., and Smits, J.E. (2007). Tree swallows (*Tachycineta bicolor*) nesting on wetlands impacted by oil sands mining are highly parasitized by the bird blow fly *Protocalliphora* spp. *J. Wildl. Dis.* *43*, 167–178.
- Ghilain, A., and Bélisle, M. (2008). Breeding Success of Tree Swallows Along a gradient of agricultural intensification. *Ecol. Appl.* *18*, 1140–1154.
- Goulson, D. (2020). Pesticides, Corporate Irresponsibility, and the Fate of Our Planet. *One Earth* *2*, 302–305.
- Gow, E.A., Burke, L., Winkler, D.W., Knight, S.M., Bradley, D.W., Clark, R.G., Bélisle, M., Berzins, L.L., Blake, T., Bridge, E.S., et al. (2019a). A range-wide domino effect and resetting of the annual cycle in a migratory songbird. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *286*, 20181916.
- Gow, E.A., Knight, S.M., Bradley, D.W., Clark, R.G., Winkler, D.W., Bélisle, M., Berzins, L.L., Blake, T., Bridge, E.S., Burke, L., et al. (2019b). Effects of Spring Migration Distance on Tree Swallow Reproductive Success Within and Among Flyways. *Front. Ecol. Evol.* *7*, 1–10.
- Greenwood, P.J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* *28*, 1140–1162.
- Greenwood, P.J., and Harvey, P.H. (1982). The Natal and Breeding Dispersal of Birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* *13*, 1–21.
- Greño, J.L., Belda, E.J., and Barba, E. (2008). Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. *J. Avian Biol.* *39*, 41–49.
- Hafner, H., Kayser, Y., Boy, V., Fasola, M., Julliard, A., Pradel, R., Cézilly, F., Hafner, H., Kayser, Y., Boy, V., et al. (1998). Local Survival , Natal Dispersal , and Recruitment in Little Egrets *Egretta garzetta*. *Avian Biol.* *29*, 216–227.
- Hall, L.S., Krausman, P.R., Morrison, M.L., Hall, L.S., Krausman, P.R., and Morrison, M.L. (1997). The Habitat Concept and a Plea for Standard Terminology. *Wildl. Soc. Bull.* *25*, 173–182.
- Hildén, O. (1965). Habitat Selection in Birds: A Review. *Finnish Zool. Bot. Publ. Board* *2*, 53–75.

- Holmes, R.T., Marra, P.P., and Sherry, T.W. (1996). Habitat-Specific Demography of Breeding Black-Throated Blue Warblers (*Dendroica caerulescens*): Implications for Population Dynamics. *J. Anim. Ecol.* 65, 183.
- Hutto, R.L. (1985). Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. In *Habitat Selection in birds*. pp 455–476.
- Imbeau, L., Mönkkönen, M., and Desrochers, A. (2001). Long-term effects of forestry on birds of the eastern Canadian boreal forests: A comparison with Fennoscandia. *Conserv. Biol.* 15, 1151–1162.
- Immelmann, K. (1975). Ecological significance of imprinting and early learning. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 6, 15–37.
- Jacob, S., Bestion, E., Legrand, D., Clobert, J., and Cote, J. (2015). Habitat matching and spatial heterogeneity of phenotypes: implications for metapopulation and metacommunity functioning. *Evol. Ecol.* 29, 851–871.
- Jacob, S., Wehi, P., Clobert, J., Legrand, D., Schtickzelle, N., Huet, M., and Chaine, A. (2016). Cooperation-mediated plasticity in dispersal and colonization. *Evolution*. 70, 2336–2345.
- Johnson, D.H. (1980). The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology* 61, 65–71.
- Johnson, M.L., and Gaines, M.S. (1990). Evolution of Dispersal: Theoretical Models and Empirical Tests Using Birds and Mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21, 449–480.
- Jones, J. (2003). Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*): A New Model Organism? *Auk* 120, 591–599.
- Jongman, R.H.G. (2002). Homogenisation and fragmentation of the European landscape: ecological consequences and solutions. *Landsc. Urban Plan.* 58, 211–221.
- Kempenaers, B., Everding, S., Bishop, C., Boag, P., and Robertson, R.J. (2001). Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in the tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49, 251–259.
- Kennedy, P.L., and Ward, J.M. (2003). Effects of experimental food supplementation on movements of juvenile northern goshawks (*Accipiter gentilis atricapillus*). *Oecologia* 134, 284–291.
- Kim, S.Y., Torres, R., and Drummond, H. (2009). Simultaneous positive and negative density-dependent dispersal in a colonial bird species. *Ecology* 90, 230–239.
- Klopfer, P.H., and Ganzhorn, J.U. (1985). Habitat selection: behavioral aspects. In *Habitat Selection in Birds*, pp. 435–453.

- Knight, S.M., Bradley, D.W., Clark, R.G., Gow, E.A., Bélisle, M., Berzins, L.L., Blake, T., Bridge, E.S., Burke, L., Dawson, R.D., et al. (2018). Constructing and evaluating a continent-wide migratory songbird network across the annual cycle. *Ecol. Monogr.* 88, 445–460.
- Knight, S.M., Gow, E.A., Bradley, D.W., Clark, R.G., Bélisle, M., Berzins, L.L., Blake, T., Bridge, E.S., Burke, L., Dawson, R.D., et al. (2019). Nonbreeding season movements of a migratory songbird are related to declines in resource availability. *Auk* 136, 1–13.
- Kunkel, K.E., Stevens, L.E., Stevens, S.E., Sun, L., Jansse, E., Wuebbles, D., Kruk, M.C., Thomas, D., Shulski, M., Umphlett, N.A., et al. (2013). Regional Climate Trends and Scenarios for the U.S. National Climate Assessment: Part 1. Climate of the northeast U.S. 1–87. Washington, DC: NOAA.
- Lagrange, P., Gimenez, O., Doligez, B., Pradel, R., Garant, D., Pelletier, F., and Bélisle, M. (2017). Assessment of individual and conspecific reproductive success as determinants of breeding dispersal of female tree swallows: A capture–recapture approach. *Ecol. Evol.* 7, 7334–7346.
- Lande, R., Engen, S., and Sæther, B.-E. (2003). Stochastic population dynamics in ecology and conservation. Oxford Univ. Press Demand.
- Lessard, A., Bourret, A., Bélisle, M., Pelletier, F., and Garant, D. (2014). Individual and environmental determinants of reproductive success in male tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 68, 733–742.
- Lombardo, M.P., Thorpe, P.A., Otieno, S., Hawker, A., Welgarz, D., Andrews, D., and Black, A. (2020). Yearly variation in factors associated with local recruitment of Tree Swallows. 0, 1–15.
- Low, M., and Pärt, T. (2009). Patterns of mortality for each life-history stage in a population of the endangered New Zealand stitchbird. *J. Anim. Ecol.* 78, 761–771.
- Marzluff, J.M. (1988). Do pinyon jays alter nest placement based on prior experience? *Anim. Behav.* 36, 1–10.
- Mathias, A., Kisdi, É., and Olivieri, I. (2001). Divergent Evolution of Dispersal in a Heterogeneous Landscape. *Evolution.* 55, 246–259.
- Matthysen, E. (2012). The Multiple Causes of the dispersal process : a review. In *Dispersal Ecology and Evolution*. Edited by Jean Clobert *et al.* Oxford University Press. pp. 4–18.
- Mccarty, J.P., and Winkler, D.W. (1999). Relative importance off environmental variables in determining the growth off nestling Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis (Lond. 1859)*. 141, 286–296.
- McKim-Louder, M.I., Hoover, J.P., Benson, T.J., and Schelsky, W.M. (2013). Juvenile Survival in a Neotropical Migratory Songbird Is Lower than Expected. *PLoS One* 8. e56059.

- Michel, M.J. (2011). Spatial dependence of phenotype-environment associations for tadpoles in natural ponds. *Evol. Ecol.* 25, 915–932.
- Michel, N.L., Smith, A.C., Clark, R.G., Morrissey, C.A., and Hobson, K.A. (2016). Differences in spatial synchrony and interspecific concordance inform guild-level population trends for aerial insectivorous birds. *Ecography (Cop.)*. 39, 774–786.
- Millet, A., Pelletier, F., Bélisle, M., and Garant, D. (2015). Patterns of Fluctuating Selection on Morphological and Reproductive Traits in Female Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). *Evol. Biol.* 42, 349–358.
- Molles, M.C., Cahill, J.F., and Laursen, A. (2017). *Ecology : Concepts and applications*. McGraw-Hill Education
- Monrós, J.S., Belda, E.J., and Barba, E. (2002). Post-fledging survival of individual great tits: The effect of hatching date and fledging mass. *Oikos* 99, 481–488.
- Muller, K.L., Stamps, J.A., Krishnan, V.V., and Willits, N.H. (1997). The effects of conspecific attraction and habitat quality on habitat selection in territorial birds (*Troglodytes aedon*). *Am. Nat.* 150, 650–661.
- Müller, M., Pasinelli, G., Schiegg, K., Spaar, R., and Jenni, L. (2005). Ecological and social effects on reproduction and local recruitment in the red-backed shrike. *Oecologia* 143, 37–50.
- Muths, E., Scherer, R.D., and Pilliod, D.S. (2011). Compensatory effects of recruitment and survival when amphibian populations are perturbed by disease. *J. Appl. Ecol.* 48, 873–879.
- Naef-Daenzer, B., and Gruebler, M.U. (2016). Post-fledging survival of altricial birds: ecological determinants and adaptation. *J. F. Ornithol.* 87, 227–250.
- Naef-Daenzer, A.B., Widmer, F., and Nuber, M. (2001). Differential Post-Fledging Survival of Great and Coal Tits in Relation to Their Condition and Fledging Date. *J. Anim. Ecol.* 70, 730–738.
- Nager, R.G., Monaghan, P., Griffiths, R., Houston, D.C., and Dawson, R. (1999). Experimental demonstration that offspring sex ratio varies with maternal condition. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 96, 570–573.
- Nebel, S., Mills, A., Mccracken, J.D., and Taylor, P.D. (2010). Declines of aerial insectivores in North America follow a geographic gradient. *Avian Conserv. Ecol.* 5, 1.
- Newton, I. (2011). *The Migration Ecology of Birds*. London : Elsevier
- Nilsson, J. (1989). Causes and Consequences of Natal Dispersal in the Marsh Tit , *Parus palustris*. *J. Anim. Ecol.* 58, 619–636.

- Nocera, J.J., Forbes, G.J., and Giraldeau, L.A. (2006). Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 349–355.
- O’Riain, M.J., Jarvis, J.U., and Faulkes, C.G. (1996). A dispersive morph in the naked mole-rat. *Nature* 380, 619–621.
- Orians, G.H., and Wittenberger, J.F. (1991). Spatial and Temporal Scales in Habitat Selection. *Am. Nat.* 137, 29–49.
- Owen, M., and Black, J. (1989). Factors Affecting the Survival of Barnacle Geese on Migration from the Breeding Grounds. *J. Anim. Ecol.* 58, 603–617.
- Paquet, M., Arlt, D., Knape, J., Low, M., and Pärt, T. (2018). Quantifying the links between land use and population growth rate in a declining farmland bird. *Ecol. Evol.* 9, 868–879.
- Paradis, E. (1998). Interactions between spatial and temporal scales. *Evol. Ecol.* 12, 235–244.
- Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J., and Gregory, R.D. (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *J. Anim. Ecol.* 67, 518–536.
- Parejo, D., White, J., Clobert, J., Dreiss, A., and Danchin, E. (2007). Blue tits use fledgling quantity and quality as public information in breeding site choice. *Ecology* 88, 2373–2382.
- Pärt, T. (1994). Male philopatry confers a mating advantage in the migratory collared flycatcher, “*Ficedula albicollis*.” *Anim. Behav.* 48, 401–409.
- Pärt, T., and Doligez, B. (2003). Gathering public information for habitat selection: Prospecting birds cue on parental activity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 270, 1809–1813.
- Pegan, T.M., Craig, D.P., Gulson-castillo, E.R., Gabrielson, R.M., Kerr, W.B., Powell, S.P., Winkler, D.W., Pegan, T.M., Id, D.P.C., Gulson-castillo, E.R., et al. (2018). Solar-powered radio tags reveal patterns of post-fledging site visitation in adult and juvenile Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *PLoS One* 13, e0206258.
- Pellerin, S., Paquette, S.R., Pelletier, F., Garant, D., and Bélisle, M. (2016). The trade-off between clutch size and egg mass in tree swallows *Tachycineta bicolor* is modulated by female body mass. *J. Avian Biol.* 47, 500–507.
- Pérez, J.H., Ardia, D.R., Chad, E.K., and Clotfelter, E.D. (2008). Experimental heating reveals nest temperature affects nestling condition in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Biol. Lett.* 4, 468–471.
- Porlier, M., Bélisle, M., and Garant, D. (2009). Non-random distribution of individual genetic diversity along an environmental gradient. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 364, 1543–1554.
- Rendell, W.B., and Robertson, R.J. (1990). Influence of Forest Edge on Nest-Site Selection by Tree Swallows. *Wilson Bull.* 102, 634–644.

- Robillard, A., Garant, D., and Bélisle, M. (2013). The Swallow and the Sparrow: How agricultural intensification affects abundance, nest site selection and competitive interactions. *Landsc. Ecol.* 28, 201–215.
- Ronce, O. (2007). How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 231–253.
- Ronce, O., Clobert, J., and Massot, M. (1998). Natal dispersal and senescence. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 95, 600–605.
- Rotics, S., Kaatz, M., Resheff, Y.S., Turjeman, S.F., Zurell, D., Sapir, N., Eggers, U., Flack, A., Fiedler, W., Jeltsch, F., et al. (2016). The challenges of the first migration: movement and behaviour of juvenile vs. adult white storks with insights regarding juvenile mortality. *J. Anim. Ecol.* 85, 938–947.
- Scott, D.M., Brown, D., Mahood, S., Denton, B., Silburn, A., and Rakotondraparany, F. (2006). The impacts of forest clearance on lizard, small mammal and bird communities in the arid spiny forest, southern Madagascar. *Biol. Conserv.* 127, 72–87.
- Shutler, D., and Clark, R.G. (2003). Causes and Consequences of Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*) Dispersal in Saskatchewan. *Am. Ornithol. Soc.* 120, 619–631.
- Shutler, D., Clark, R.G., Fehr, C., and Diamond, A.W. (2006). Time and recruitment costs as currencies in manipulation studies on the costs of reproduction. *Ecology* 87, 2938–2946.
- Shutler, D., Hussell, D.J.T., Norris, D.R., Winkler, D.W., Robertson, R.J., Bonier, F., Rendell, W.B., Bélisle, M., Clark, R.G., Dawson, R.D., et al. (2012). Spatiotemporal Patterns in Nest Box Occupancy by Tree Swallows Across North America. *Avian Conserv. Ecol.* 7, 3.
- Spiller, K.J., and Dettmers, R. (2019). Evidence for multiple drivers of aerial insectivore declines in North America. *Condor* 121, 1–13.
- Stamps, J. (1991). The Effect of Conspecifics on Habitat Selection in Territorial Species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28, 29–36.
- Stamps, J. (2014). Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. In *Dispersal*, pp. 230–242.
- Stamps, J.A. (1988). Conspecific Attraction and Aggregation in Territorial Species. *Am. Nat.* 131, 329–347.
- Stanton, R.L., Morrissey, C.A., and Clark, R.G. (2018). Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 254, 244–254.
- Strandberg, R., Klaassen, R.H.G., Hake, M., and Alerstam, T. (2010). How hazardous is the Sahara Desert crossing for migratory birds? Indications from satellite tracking of raptors. *Biol. Lett.* 6, 297–300.

- Studds, C.E., Kyser, T.K., and Marra, P.P. (2008). Natal dispersal driven by environmental conditions interacting across the annual cycle of a migratory songbird. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *105*, 2929–2933.
- Sutherland, W.J. (1996). From individual behaviour to population ecology. New-York : Oxford University Press.
- Tapper, S., Nocera, J.J., and Burness, G. (2020). Heat dissipation capacity influences reproductive performance in an aerial insectivore. *J. Exp. Biol.* *223*.
- Tarof, S.A., Kramer, P.M., Hill, J.R., Tautin, J., and Stutchbury, B.J.M. (2011). Brood size and late breeding are negatively related to juvenile survival in a Neotropical migratory songbird. *Auk* *128*, 716–725.
- Taylor, L.U., Woodworth, B.K., Sandercock, B.K., and Wheelwright, N.T. (2018). Demographic drivers of collapse in an island population of Tree Swallows. *Condor* *120*, 828–841.
- Tews, J., Bert, D.G., and Mineau, P. (2013). Estimated Mortality of Selected Migratory Bird Species from Mowing and Other Mechanical Operations in Canadian Agriculture. *Avian Conserv. Ecol.* *8*.
- Thorup, K., Alerstam, T., Hake, M., and Kjellén, N. (2003). Bird orientation: Compensation for wind drift in migrating raptors is age dependent. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *270*, 8–11.
- Tinbergen, J.M., and Boerlijst, M.C. (1990). Nestling Weight and Survival in Individual Great Tits (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* *59*, 1113–1127.
- Valone, T.J., and Templeton, J.J. (2002). Public information for the assessment of quality: A widespread social phenomenon. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* *357*, 1549–1557.
- Vega Rivera, J.H., McShea, W.T., Rappole, J.H., and Haas, C.A. (1999). Postbreeding Movements and Habitat Use of Adult Wood Thrushes in Northern Virginia Author. *Auk* *116*, 458–466.
- Verboven, N., and Visser, M.E. (1998). Seasonal Variation in Local Recruitment of Great Tits : The Importance of Being Early. *Oikos* *81*, 511–524.
- Visser, M.E., Holleman, L.J.M., and Caro, S.P. (2009). Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *276*, 2323–2331.
- Weatherhead, P.J., and Forbes, M.R.L. (1994). Natal philopatry in passerine birds : genetic or ecological influences ? *Behav. Ecol.* *5*, 426–433.
- Weegman, M.D., Arnold, T.W., Dawson, R.D., Winkler, D.W., and Clark, R.G. (2017). Integrated population models reveal local weather conditions are the key drivers of population dynamics in an aerial insectivore. *Oecologia* *185*, 199–130.

- Wehausen, J.D., Bleich, V.C., Bonnar, B., and Russi, T.L. (1987). Recruitment Dynamics in a Southern California Mountain Sheep Population. *J. Wildl. Manage.* 51, 86–98.
- Weisser, W.W. (2001). The effects of predation on dispersal. In *Dispersal*, pp. 180–188.
- Whittingham, L.A., and Dunn, P.O. (2000). Offspring sex ratios in tree swallows: Females in better condition produce more sons. *Mol. Ecol.* 9, 1123–1129.
- Whittingham, L.A., and Dunn, P.O. (2001). Survival of extrapair and within-pair young in tree swallows. *Behav. Ecol.* 12, 496–500.
- Whittingham, L.A., and Dunn, P.O. (2010). Fitness benefits of polyandry for experienced females. *Mol. Ecol.* 19, 2328–2335.
- Wiens, J.A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Funct. Ecol.* 3, 385–397.
- Wiens, J.A. (2001). The landscape context of dispersal. In *Dispersal*, pp. 96–109.
- Wilcove, D.S., McLellan, C.H., and Dobson, A.P. (1986). Habitat fragmentation in the temperate zone. *Conserv. Biol.* 6, 237–256.
- Winkler, D.W., Wrege, P.H., Allen, P.E., Kast, T.L., Senesac, P., Wasson, M.F., Llambías, P.E., Ferretti, V., and Sullivan, P.J. (2004). Breeding dispersal and philopatry in the tree swallow. *Condor* 106, 768–776.
- Winkler, D.W., Wrege, P.H., Allen, P.E., Kast, T.L., Senesac, P., Wasson, M.F., and Sullivan, P.J. (2005). The natal dispersal of tree swallows in a continuous mainland environment. *J. Anim. Ecol.* 74, 1080–1090.
- Winkler, D.W., Hallinger, K.K., Ardia, D.R., Robertson, R.J., Stutchbury, B.J., and Cohen, R.R. (2011). Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). In *The Birds of North America Online*, (Cornell lab of ornithology, Ithaca, New York).

